







BEITRÄGE

ZUR

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER EUROPÄISCHEN SUMPFSCHILDKRÖTE (EMYS LUTARIA MARSILI)

UNTERSUCHUNGEN, AUSGEFÜHRT MIT UNTERSTÜTZUNG DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN WIEN, AUS DEM LEGATE WEDL.

1. ÜBER DIE ART UND WEISE, WIE DIE EMBRYONEN DER SUMPFSCHILDKRÖTE IHRE HÜLLEN ABSTREIFEN UND WIE DIE JUNGEN DIESES TIERES DAS EI VERLASSEN

VON

F. HOCHSTETTER

IN INNSBRUCK

Mit 2 Tafeln und 4 Textfiguren

BESONDERS ABGEDRUCKT AUS DEM LXXXI. BANDE DER DENKSCHRIFTEN DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN KLASSE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

WIEN 1907

AUS DER KAISERLICH-KÖNIGLICHEN HOF- UND STAATSDRUCKEREI.

IN KOMMISSION BEI ALFRED HÖLDER

K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTSBUCHHÄNDLER

BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN



BEITRÄGE

ZUR

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER EUROPÄISCHEN SUMPFSCHILDKRÖTE (EMYS LUTARIA MARSILI)

UNTERSUCHUNGEN, AUSGEFÜHRT MIT UNTERSTÜTZUNG DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN WIEN, AUS DEM LEGATE WEDL.

1. ÜBER DIE ART UND WEISE, WIE DIE EMBRYONEN DER SUMPFSCHILDKRÖTE IHRE HÜLLEN ABSTREIFEN UND WIE DIE JUNGEN DIESES TIERES DAS EI VERLASSEN

VON

F. HOCHSTETTER

IN INNSBRUCK.

Mit 2 Tafeln und 4 Textfiguren.

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 28. FEBRUAR 1907.

Einleitung.

Die Beobachtungen anzustellen, über die im nachfolgenden berichtet werden soll, lag ursprünglich nicht in meiner Absicht. Sie wurden gewissermaßen nebenher gemacht, als ich trachtete, mir einige vollkommen reife Embryonen von *Emys* zu verschaffen. Bevor ich aber auf eine Schilderung dieser Beobachtungen eingehe, wird es vielleicht am Platze sein, ganz kurz mitzuteilen, auf welche Weise ich mir das Material für meine Untersuchungen verschafft habe.

Der erste Forscher, der sich ein umfangreicheres Material von *Emys*-Embryonen zu verschaffen wußte, war Mehnert. Er sammelte dasselbe gelegentlich einer zu diesem Zwecke im Jahre 1889 unternommenen Reise, im Verlaufe eines dreimonatlichen Aufenthaltes im Gouvernement Cherson und Taurien. Die Erfahrungen, die er dabei machen konnte, hat er in seiner Arbeit (11) über die Entwickelung des Beckengürtels der *Emys lutaria* veröffentlicht und sie waren mir ein sehr wichtiger Behelf, als ich selbst daran ging, mir für meine Studien das nötige Material zu beschaffen. Freilich wäre es mir nicht leicht möglich gewesen einen längeren Aufenthalt in einer Schildkrötengegend zu nehmen und so versuchte ich es damit, mir bebrütete Schildkröteneier schicken zu lassen. Aber die Erfahrungen, die ich dabei machen

mußte, waren keine guten. Erstlich erhielt ich stets nur wenige Eier und diese waren entweder nicht befruchtet oder der Keim war während des Transportes abgestorben.

Vor vier Jahren endlich gelang es mir durch Vermittlung eines meiner Schüler, in einer kleinen Stadt Südungarns einen ehemaligen Apotheker ausfindig zu machen, der, weil er mit diesen Tieren Handel treibt, stets eine größere Menge von großen geschlechtsreifen Sumpfschildkröten, die er in den Theißniederungen sammeln läßt, vorrätig hält. Diesem Manne nun setzte ich brieflich auseinander wie er es zu machen hätte, um mir befruchtete und bebrütete Schildkröteneier zusenden zu können. Schon im ersten Jahre erhielt ich denn auch im Verlaufe des Sommers einige hundert Eier von ihm zugeschickt,[1] und unter diesen war in der Tat eine wenn auch nicht große Anzahl, die wohlentwickelte Embryonen enthielten. Im folgenden Jahre war dann die Ausbeute schon eine wesentlich bessere. Aber ich erhielt auf diese Weise doch nur Embryonen, die in der Entwicklung schon etwas weiter vorgeschritten waren. Die jungen Entwicklungsstadien schienen den langdauernden Transport nicht zu vertragen.

Um nun die Lücken meines Materials auszufüllen, entschloß ich mich im verflossenen Sommer selbst nach Südungarn zu reisen, was mir durch eine Unterstützung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien aus dem Legate Wedl ermöglicht wurde. Vorher hatte ich mich natürlich vergewissert, daß ich an dem Orte meiner Tätigkeit eine größere Zahl von Schildkröteneiern vorfinden würde. Ein Brief meines Schildkrötenmannes, der in den ersten Julitagen eintraf, setzte mich denn auch in Kenntnis, daß seine Sumpfschildkröten schon nahe an tausend Eier abgelegt hätten und daß die Eiablage noch weiter fortgehe. Am 8. Juli traf ich in N. B. ein und begann am 9. meine Tätigkeit mit der Inspektion der der Schildkrötenzucht dienenden Einrichtungen. Herr K. hält die Schildkröten (sowohl *Emys lutaria* als *Testudo graeca)* in seinem Obstgarten, in einem von einer niederen Mauer umgebenen Raume, in dessen Mitte sich ein von Schilf und Gesträuchern umgebener kleiner Wassertümpel befindet. Dieser Tümpel wird durch eine Pumpe, die für gewöhnlich der Gartenbewässerung dient, mit Wasser gespeist. Die Landschildkröten werden mit Fallobst, die Sumpfschildkröten mit Pferdefleisch gefüttert. (Eines Abends sah ich übrigens auch, wie eine Sumpfschildkröte, die offenbar sehr hungrig war, einen unreifen Apfel verzehrte.) Von den Sumpfschildkröten sah man übrigens für gewöhnlich nicht viel, da sie ungemein scheu sind und sich, sowie sich ein Besucher des Gartens dem Tümpel etwas unvorsichtig näherte, ins Wasser stürzten.

Emys legt ihre Eier in der Regel des Abends kurz nach Sonnenuntergang ab. Die Art und Weise wie die Eiablage erfolgt, ist von Brehm in seinem Tierleben nach den Angaben, die Miram (13) darüber gemacht hat, ausführlich und, wie ich, nachdem ich die Eiablage eines Abends selbst beobachten konnte, sagen kann, in vollkommen zutreffender Weise geschildert worden. Ich könnte Brehm's Schilderung nichts Neues hinzufügen.

Die abgelegten Eier wurden an jedem Morgen von dem Gärtner, der mit der Wartung der Schildkröten betraut war, aus den Nestern ausgehoben und in ein eigenes Brütbeet wieder vergraben. Dieses Brütbeet war in einem kleinen höchst primitiven Treibhause eingerichtet worden. Es hatte eine Tiefe von etwa 20 *cm* und bestand aus gewöhnlicher Gartenerde, in welche die Eier 10 *cm* tief in Längsreihen eingegraben wurden. Vor jede Längsreihe wurde ein Täfelchen eingesteckt, auf welchem das Datum der Eiablage und die Zahl der an dem betreffenden Tage abgelegten Eier verzeichnet war. Das Beet selbst aber wurde ein- bis zweimal täglich, je nachdem die Erde bei Sonnenschein rascher oder bei bedecktem Himmel langsamer austrocknete, mit gewöhnlichem Brunnenwasser begossen. Natürlicherweise hätte das Brutbeet, wie ich das ursprünglich angegeben hatte, auch im Freien angelegt werden können, wenn es

[1] Dieselben wurden anfänglich in feuchte Baumwolle, später in feuchtes Sumpfgras verpackt. Doch habe ich mich im verflossenen Sommer davon überzeugen können, daß es besser ist, die Eier in feuchte Gartenerde verpackt zu verschicken. Der Prozentsatz der auf dem Transporte abgestorbenen Eier ist dann ein relativ sehr kleiner und auch die jungen Entwicklungsstadien überstehen die Unbilden des Transportes relativ leichter.

möglich gewesen wäre, Hunde und Katzen von ihm fern zu halten. Da aber Herrn K. in einem vorhergehenden Jahre ein Brütbeet durch Hunde zerstört worden war, war er darauf verfallen, das neue Brütbeet in seinem Treibhause anzulegen. Dies hatte auch den Vorteil, daß dasselbe unter Umständen vor allzustarker Sonnenstrahlung leichter geschützt werden konnte und daß seine Temperatur des Nachts nie so tief sank, wie wenn es im Freien gelegen hätte, was wieder zur Folge hatte, daß sich die Embryonen in den Eiern rascher entwickelten.

Nachdem ich mir ein Verzeichnis von der Zahl und dem Datum der Ablage der vorhandenen Eier angelegt hatte, konnte ich an die Arbeit der Konservierung der Embryonen gehen. Zu diesem Zwecke hatte ich mir in meinem Hotelzimmer ein kleines Laboratorium eingerichtet und einen Schulknaben als Famulus aufgenommen, der mir, während ich arbeitete, Instrumente und Gläser putzte und mir immer neue Vorräte an Schildkröteneiern aus Herrn K. s'Garten, der eine halbe Stunde von meinem Hotel entfernt lag, zutrug. Auf diese Weise war es mir möglich, im Verlaufe einer Woche nahe an 500 Schildkrötenkeime vom Stadium der Urmundbildung an bis zu einem Stadium, in welchem die Extremitäten bereits als Stummel aus dem Rumpfe hervorragten, zu konservieren.

Schon Mehnert hat darauf aufmerksam gemacht (12), daß bei Schildkröteneiern, die befruchtet sind und kurze Zeit bebrütet waren, die Eischale an der Stelle, an welcher sich die Embryonalanlage befindet, einen weißen Fleck zeigt, der gegen die übrigen durchscheinenden Schalenteile ziemlich scharf absticht. Einen ähnlichen weißen Fleck hat Voeltzkow (23) auch an bebrüteten Krokodileiern gesehen. Dieser weiße Fleck, den ich in manchen Fällen schon am Morgen nach der Eiablage angedeutet sah, ist, wie ich glaube, darauf zurückzuführen, daß in seinem Bereiche die Schale von feinsten Luftbläschen durchsetzt ist. Die Keimscheibe liegt nämlich entsprechend diesem Flecke der an der Innenseite der Kalkschale befindlichen Schalenhaut innig an, ja sie ist geradezu mit ihr verklebt und so dringt die Luft, welche der Keim zu seiner Entwicklung braucht, gerade im Bereiche der Keimscheibe besonders intensiv durch die Eischale hindurch. Ich glaube nämlich nicht, daß das Auftreten des weißen Fleckes an der Eischale, wie Mehnert (12) angibt, einem Austrocknungsprozesse im eigentlichen Sinne des Wortes seine Entstehung verdankt, sondern daß derselbe vielmehr durch die Atmung des Keimes hervorgerufen wird. Denn bei nicht befruchteten Eiern, die unter den gleichen Verhältnissen gehalten wurden wie die befruchteten, fand ich einen solchen Fleck niemals. Auch wurde unser Brütbeet stets so feucht gehalten, daß ein partielles Trockenwerden der Eier gar nicht möglich gewesen wäre. Sah ich an einem kurze Zeit bebrüteten Ei den weißen Fleck, so war ich sicher, ein befruchtetes Ei vor mir zu haben.

Indem sich die Keimscheibe vergrößert, nimmt auch der weiße Fleck an Umfang immer weiter zu und bei länger bebrüteten Eiern, bei denen der Dottersack schon zum großen Teile von einem Gefäßnetz bedeckt ist und die Allantois diesen und den Embryo einzuhüllen beginnt, zeigt schließlich die ganze Eischale ein gleichmäßiges weißes Aussehen.

Bei der Fixierung von Keimscheiben und jüngeren Embryonen ging ich nun in der Weise vor, daß ich die Eischale an einem Pole des Eies, oder wenn sich der weiße Fleck wegen seiner Vergrößerung den Eipolen schon allzusehr genähert hatte, an einem diesem Flecke gegenüberliegenden Punkte, entfernte. Bei nur kurze Zeit bebrüteten Eiern wurde dann die Dotterkugel in einer mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllten Schale durch Abbrechen von Stücken der Eischale weiter bloßgelegt und hierauf mit Hilfe einer Schere ausgiebig eingeschnitten. Ein langer Scherenschnitt ist deshalb notwendig, weil sich die gespannte Dotterhaut nach dem Einschneiden rapid zusammenzieht und man dann, wenn nicht ausgiebig genug eingeschnitten wurde, den Keim nicht leicht mehr isolieren kann. Wird aber der Schnitt so geführt, daß er sich wenigstens über den halben Umfang der Dotterkugel erstreckt, so hindert die Zusammenziehung der Dotterhaut die weiteren Prozeduren nicht mehr. Es wurde dann der Dotter vorsichtig mit physiologischer Kochsalzlösung abgespült, die so von anhaftenden Dotterteilen befreite Keimscheibe vorsichtig von der Schalenhaut abgelöst und auf einem Hornspatel in die Fixierungsflüssigkeit übertragen. Oder aber es wurde die Fixierungsflüssigkeit mit Hilfe einer Pipette direkt auf die Keimscheibe aufgeträufelt und dann erst ihre Ablösung von der Schalenhaut vorgenommen. Bei längere Zeit

bebrüteten Eiern wurde, da sich bei ihnen der störende Einfluß der Dotterhaut nicht mehr geltend macht, einfach ein kleiner Einschnitt in die Dotterkugel gemacht und die breiige, zum Teile verflüssigte Dottermasse vorsichtig mit einer Pipette abgezogen und das Abgezogene sofort durch Fixierungsflüssigkeit (ich verwendete das Pikrinsublimatgemenge von Rabl) ersetzt. Auf diese Weise wurde der größte Teil der Dottermasse entfernt. Schließlich wurde dann, und zwar in einem Bade von Fixierungsflüssigkeit, die Eischale bis an die Peripherie der Keimscheibe heran entfernt, die der Keimscheibe noch anhaftenden Dotterteilchen so sorgfältig als möglich mit einer Pipette abgespült und dann die jetzt bereits halbfixierte Keimscheibe von der Schalenhaut abgelöst und in reine Fixierungsflüssigkeit übertragen. Bei der letzteren Prozedur mußte allerdings sehr sorgfältig zu Werke gegangen und viel Geduld angewendet werden, da sonst leicht Läsionen gesetzt wurden, die die Präparate unbrauchbar machten.

Nachdem ich im Verlaufe einer Woche auf diese Weise etwa die Hälfte der vorhandenen Eier verarbeitet und alle die jungen Entwicklungsstadien, die mir noch fehlten, gewonnen hatte, verpackte ich 100 Eier in flachen Kartons in feuchte Erde und trat mit diesen Eiern die Heimreise an. Den Rest der noch im Brütbeete verbliebenen Eier ließ ich mir erst im September in feuchter Erde verpackt nach Innsbruck senden. Die mitgenommenen Eier überstanden, trotzdem es sich zum Teile um nur wenige Tage bebrütete handelte, die viertägige Reise, ohne Schaden zu leiden und entwickelten sich in Innsbruck, wo ich sie in kleinen mit Erde gefüllten Brutkistchen hielt, vorzüglich weiter. Die Brutkistchen wurden dabei an schönen sonnigen Tagen am Vormittag an ein gegen Süden, am Nachmittag an ein gegen Westen gerichtetes Fenster gebracht und bei trübem Wetter auf einen Thermostaten gestellt, der auf 50° Celsius erwärmt war und durch dessen Filzbelag so viel Wärme hindurchstrahlte, daß die Erde der mit einem Tuche bedeckten Brutkisten eine Temperatur von 26—28° Celsius aufwies. Natürlicherweise wurde während der ganzen Dauer der Bebrütung die Erde in den Brutkisten durch regelmäßiges Besprengen mit Wasser von Zimmertemperatur entsprechend feucht erhalten. Von Zeit zu Zeit wurden den Kistchen Eier entnommen, eröffnet, und die Embryonen fixiert. Auch die im September nachgeschickten Eier kamen in gutem Zustande in Innsbruck an und so konnte ich mich, nachdem ich schon einen ziemlich großen Vorrat von in der Entwicklung weit vorgeschrittenen Embryonen konserviert hatte, entschließen, bei etwa 50 Eiern das Ausschlüpfen der jungen Tiere abzuwarten. Freilich habe ich dann infolge der Beobachtungen, die ich an den im Ausschlüpfen begriffenen Tieren machen konnte, noch den größten Teil der Eier wieder opfern müssen, um mich über bestimmte, dem Ausschlüpfen vorhergehende Vorgänge zu orientieren, so daß ich schließlich nur 8 Tiere wirklich aus den Eiern kriechen sah.

Wie die Embryonalhüllen abgestreift werden und wie der Dottersack in die Leibeshöhle aufgenommen wird.

Wenn die jungen Schildkröten das Ei verlassen,[1] haften ihnen weder Reste der Embryonalhüllen an, noch ist vom Dottersacke äußerlich irgend etwas wahrzunehmen. Auch in der Eischale bleibt nichts von den Embryonalhüllen zurück. Die Gegend des Nabels tritt deutlich als ein rhomboidales Feld (vergl. Fig. 13 auf Taf. 1) hervor, im Bereiche dessen eine gelblich gefärbte, vielfach gefältelte Membran die Leibeshöhle nach außenhin abzuschließen scheint. Wie ich später zeigen werde, ist es nicht nur diese Membran, die aus einem Teile des Amnions gebildet wird, sondern auch ein Rest der Allantois, die die Nabelöffnung der vorderen Bauchwand verschließen.

Etwa 8 bis 10 Tage vor dem Ausschlüpfen liegen die Embryonen noch vollkommen umhüllt von den Embryonalhüllen im Ei und der mächtige Dottersack verdeckt bei der Betrachtung von der Ventralseite her (vergl. Fig. 1 und 2 auf Taf. 1) fast das ganze Bauchschild. Betrachtet man einen solchen nahezu reifen, von den Embryonalhüllen umschlossenen Embryo, so kann man sich schwer eine Vorstellung davon machen, wie er sich dieser Hüllen entledigen soll, ohne daß eine Spur von ihnen im Ei zurückbleibt. Daß der Dottersack in die Bauchhöhle aufgenommen werden muß, geht schon aus dem Umstande hervor, daß das Bauchschild des eben ausgeschlüpften Tieres stark vorgetrieben ist. Übrigens hat schon Duvernoy, wie ich einer Angabe bei Virchow (22) entnehme (Duvernoy's Arbeit war mir leider nicht zugänglich), angegeben, daß dieser Vorgang tatsächlich stattfindet. Aber wie diese Aufnahme stattfindet, läßt sich ohne weiteres auch kaum verstehen.

Über die Entwickelung der Embryonalhüllen der Schildkröten verdanken wir vor allem Mitsukuri (14), der die Verhältnisse bei *Tryonix* und *Clemmys japonica* sehr eingehend studiert hat, und Mehnert (12), dem für seine Untersuchungen zahlreiche Keimscheiben und Embryonen von *Emys lutaria taurica* zur Verfügung standen, recht eingehende Angaben. Insbesondere hat Mitsukuri die Umänderungen, welche sich an den Embryonalhüllen beobachten lassen, bis zu den fortgeschrittensten Stadien verfolgt und auch bezüglich des Abstreifens derselben Angaben gemacht, die mit meinen Beobachtungen recht gut übereinstimmen und auf die ich später noch zurückkommen werde. Ich will hier nur so weit auf die Resultate, welche Mitsukuri zu verzeichnen hatte, eingehen, als es für das Verständnis dessen notwendig ist, was ich im folgenden mitzuteilen habe.

Was zunächst die Bildung des Amnions anbelangt, so hat zuerst Mitsukuri und nach ihm Mehnert gezeigt, daß sich dasselbe nur aus einer Falte entwickelt, die der Kopffalte des Amnions anderer Formen entspricht und daß also weder Seitenfalten noch auch eine Schwanzfalte des Amnions gebildet werden. Dabei besteht diese Kopffalte des Amnions zunächst nur aus Elementen des äußeren Keimblattes und schiebt sich konkavrandig begrenzt über die Rückenfläche der Embryonalanlage kaudalwärts vor. Ihr Wachstum in caudaler Richtung macht jedoch auch dann noch nicht Halt, wenn ihr Rand das kaudale Ende der Embryonalanlage erreicht hat. Sie schiebt sich vielmehr noch eine ziemliche Strecke weit kaudalwärts vor, was die Bildung eines die Amnionhöhle nach rückwärts fortsetzenden Ganges zur Folge hat. Mitsukuri hat diesen Gang, der die Amnionhöhle mit dem Eiweißraume des Eies verbindet, als hinteren Amniongang bezeichnet. Er entwickelt sich, wie Mehnert (12) gezeigt hat und wie ich bestätigen kann, bei *Emys* in ähnlicher Weise wie bei den von Mitsukuri untersuchten Schildkröten. Während sich aber die Amnionfalte noch kaudalwärts vorschiebt, beginnt bereits frühzeitig die die außerembryonale

---

[1] Aus einigen Ende Juni abgelegten, in Innsbruck bebrüteten Eiern schlüpften die Jungen in den ersten Tagen des Oktober aus.

Leibeshöhle dorsalwärts begrenzende Mesodermlamelle beiderseits in Form je einer Falte in das bis dahin nur aus Ektoderm gebildete Amnion vorzudringen und es stellen sich auf diese Weise allmählich Verhältnisse her, wie wir sie etwa bei Vogelembryonen einer bestimmten Entwicklungsstufe vorfinden, d. h. das Amnion besteht jetzt auch aus zwei Zellamellen, einer inneren ektodermalen und einer äußeren mesodermalen. Aber die beiden Mesodermfalten, welche sich bei dem Vordringen der außerembryonalen Leibeshöhle in das ektodermale Amnion vorschieben, kommen niemals zur Berührung miteinander, vielmehr bleibt zwischen ihren Kuppen stets eine Lamelle ektodermaler Zellen stehen, die das Ektoderm des Amnions mit dem der serösen Haut verbindet. Diese Verbindung, die, wie Mehnert gezeigt hat, auch bei *Emys* erhalten bleibt, hat Mitsukuri als sero-amniotische Verbindung bezeichnet. Sie erstreckt sich kaudalwärts bis an den Amniongang. Die sero-amniotische Verbindung mit den sie nach rechts und nach links hin bekleidenden Mesodermlamellen bildet das, was Mehnert Suspensorialband des Amnions genannt hat. Kaudal von der Mündung des Amnionganges in die Amnionhöhle fehlt diese Verbindung, weil sich hier die beiden Hälften der außerembryonalen Leibeshöhle ventral vom Amniongange miteinander vereinigen. Und ebenso kommt es in dem Teile des Amnions, welcher den Kopf umschließt, nachdem sich die außerembryonale Leibeshöhle zwischen Ektoderm- und Entodermlamelle des Proamnion vorgeschoben hat, zu einem Zusammenfließen der beiden außerembryonalen Leibeshöhlenhälften, so daß also auch in diesem Gebiete eine Verbindung zwischen seröser Haut und Amnion nicht bestehen bleibt.

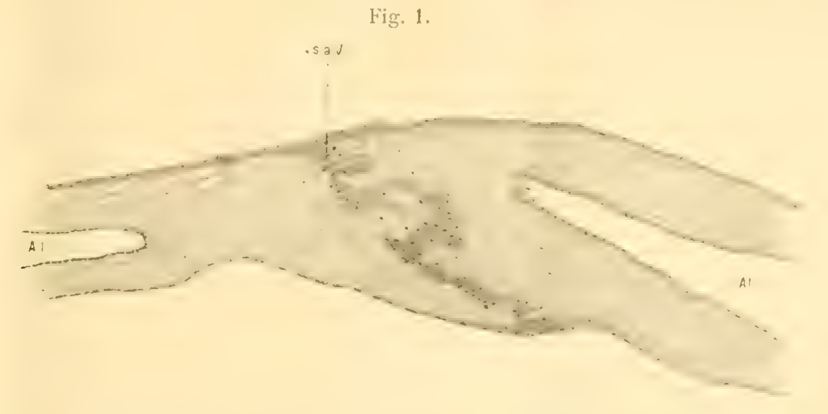
Wenn sich nun die Allantois entwickelt und stärker ausdehnt, dringt sie in der außerembryonalen Leibeshöhle vor und umwächst allmählich nicht nur den größten Teil des Dottersackes, sondern auch das Amnion. Leider war es mir nicht möglich, da ich nur wenige mittlere Entwicklungsstadien mit den Embryonalhüllen konserviert hatte, die einzelnen Phasen dieses Prozesses bei *Emys* genauer zu verfolgen, weshalb ich ganz auf das verweisen muß, was Mitsukuri über diesen Vorgang bei *Clemmys* und *Tryonix* berichtet hat. Doch ergab sich aus der Untersuchung älterer Entwicklungsstadien von Emys, daß auch bei dieser Form die Allantois zu den Seiten des Suspensorialbandes des Amnions zwei Ausladungen bildet, die schließlich das Amnion bis an den kranialen Pol des Dottersackes heran überwachsen. Dabei scheint mir das Suspensorialband des Amnions selbst eine Verschiebung in kranialer Richtung zu erleiden, die allerdings lange nicht so weitgehend ist wie bei *Tryonix*.

Fig. 22 auf Taf. 2 zeigt das Schema eines Sagittaldurchschnittes durch einen Embryo und seine Hüllen, der, was den Entwicklungszustand der letzteren anbelangt, dem in Fig. 1 und 2 auf Taf. 1 abgebildeten Embryo entspricht. Beim Entwerfen dieses Schemas wurde angenommen, daß das Suspensorialband des Amnions genau median gelagert ist, was in der Regel nicht der Fall zu sein scheint. Wenigstens sah ich es bei den von mir untersuchten Objekten meist etwas rechts oder links von der Medianebene schief oder etwas gebogen über den Kopf des Embryos herabziehen und bis an den vorderen Pol des Dottersackes reichen. In der vorliegenden Figur sind das Amnion und die seröse Haut sowie die Verbindung zwischen diesen beiden Membranen durch gelbe Linien gekennzeichnet, während der Dottersack blau und die Allantois rot gehalten sind.

Führt man Schnitte senkrecht auf die Oberfläche der serösen Haut durch die Gegend der sero-amniotischen Verbindung, so erhält man Bilder, wie ein solches in nebenstehender Fig. 1 wiedergegeben ist. Die sero-amniotische Verbindung zeigt sich dabei als eine ziemlich mächtige, aus epithelialen Elementen zusammengesetzte Zellplatte, die an vielen Stellen eine höckrige Oberfläche aufweist. Besonders unregelmäßig fand ich die Oberfläche der Zellplatte in einem Falle in der Nachbarschaft des vorderen Dottersackpoles, indem hier unregelmäßige Zapfen und leistenförmige Vorragungen an ihr festzustellen waren. Ähnliche Unregelmäßigkeiten hat übrigens schon Mitsukuri an der sero-amniotischen Verbindung von *Tryonix japonica* (vergl. seine Fig. 84*a*) beobachten können. Gewöhnlich zeigt aber die sero-amniotische Verbindung von *Emys*, was ihren Bau anbelangt, ähnliche Verhältnisse wie die von *Clemmys japonica* (vergl. die Angaben von Mitsukuri 14). Zu beiden Seiten ist sie von einer Bindegewebslage bedeckt (vergl. Textfig. 1), welche den Zusammenhang der mesodermalen Schichte des Amnions mit der mesodermalen Lamelle der serösen Haut herstellt und an diese Lage schließt dann jederseits die Wand der

Allantois an. Dabei scheint die letztere sowohl mit dem Amnion, als auch mit der serösen Haut verwachsen zu sein. Doch ist durch das Studium der Schnitte nicht mit voller Sicherheit zu entscheiden, ob es sich um eine wirkliche Verwachsung, oder nur um eine sehr innige Aneinanderlagerung handelt. Ich versuchte deshalb praeparando an den abgezogenen Embryonalhüllen eines Exemplares einerseits die seröse Haut von der Wand der Allantois, andererseits die letztere von dem Amnion zu isolieren. Doch gelang mir dies

Fig. 1.



Schnitt durch die Embryonalhüllen eines nahezu reifen Embryos im Bereiche der sero-amniotischen Verbindung geführt.
All. = Allantois, s. a. V. = sero-amniotische Verbindung.

nur in ganz kleinen Stücken, so daß ich zu der Überzeugung kam, daß die Wand der Allantois sowohl mit dem Amnion als mit der serösen Haut, soweit sie einander anliegen, entweder verwachsen oder doch mindestens sehr fest verklebt ist.

Von dem Amniongange konnte ich in den von mir untersuchten Embryonalhüllen nahezu reifer Embryonen nichts mehr nachweisen. Wie Mehnert gezeigt hat, wandelt sich dieser Gang bei *Emys* durch Wucherung der Zellen seiner ventralen Wand und nachfolgende Obliteration in einen Epithelstrang um. Bei dem ältesten von mir mit seinen Hüllen geschnittenen Embryo, der eine Kopflänge von 2·6 *mm* hatte, ist der Gang bis auf ein ganz kurzes proximales Stück schon vollständig obliteriert.

Als ich gesehen hatte, daß den eben ausgeschlüpften Tieren weder Reste der Embryonalhüllen mehr anhingen, noch auch Reste dieser Hüllen in der Eischale zurückgeblieben waren, und daß auch der Dottersack äußerlich nicht mehr nachweisbar war, opferte ich die noch in den Brutkistchen befindlichen Eier, um über das Schicksal der Embryonalhüllen und des Dottersackes näheres zu erfahren. In der Tat gelang es mir auf diese Weise, eine Anzahl von Präparaten zu erhalten, die im wesentlichen über das, was ich erfahren wollte, Aufklärung gaben.

In Fig. 3 und 4 auf Taf. 1 ist ein Embryo abgebildet, der mit dem Abstreifen der Emoryonalhüllen begonnen hat. Man erkennt an diesen Figuren, wie der Embryo seine rechte vordere Extremität durch eine glattrandig begrenzte Öffnung der Embryonalhüllen herausstreckt. Wie ich später noch auseinandersetzen werde, dürfte es meistens die rechte Extremität sein, die zuerst die Embryonalhüllen durchbricht. Bei einem zweiten in Fig. 5, 6 und 7 abgebildeten Embryo erschien die Öffnung in den Embryonalhüllen, nachdem die Eischale entfernt worden war, schon so weit vergrößert, daß aus derselben neben der rechten vorderen Extremität auch der Kopf des Embryo herausragte. Doch gelang es diesem Embryo, nachdem er in die Fixierungsflüssigkeit übertragen worden war, auch noch die linke vordere Extremität aus den Embryonalhüllen zu befreien. Ein dritter Embryo (Fig. 8) hatte die Embryonalhüllen bereits so weit abgestreift, daß nur noch ein großer Teil der Hintergliedmaßen und der Schwanz von ihnen bedeckt blieb, während der in Fig. 9 abgebildete Embryo zwar beim Herausnehmen aus dem Ei ähnliche Verhältnisse darbot wie der in Fig. 8 abgebildete, aber, nachdem er in die Fixierungsflüssigkeit gebracht worden war, die Embryonalhüllen vollständig abstreifte. Bei allen diesen vier Embryonen, die also dabei waren, sich ihrer Embryonalhüllen zu entledigen, konnte ich bei makroskopischer Untersuchung von Einrissen in diese Hüllen nicht das Geringste nachweisen. Ich hatte vielmehr den Eindruck, als würde sich an einer bestimmten Stelle der Embryonalhüllen eine Naht öffnen und aus der so entstandenen Öffnung zuerst die

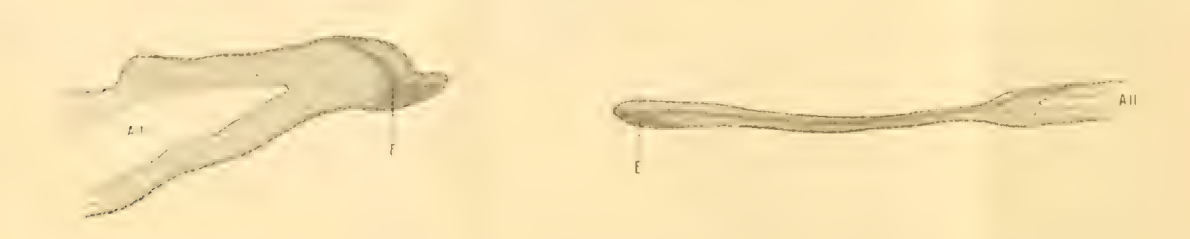
rechte vordere Extremität, dann der Kopf und hierauf die linke vordere Extremität hervortreten. Natürlich lag dabei nichts näher, als an die sero-amniotische Verbindung und daran zu denken, daß die Zellen dieser Verbindung auseinanderweichen möchten und so durch den Druck der andrängenden Extremität eine zuerst kleine, dann aber rasch größer werdende Öffnung entstände, die, nachdem die rechte vordere Extremität frei geworden wäre, durch die energischen Bewegungen des Kopfes und der linken vorderen Extremität weiter vergrößert würde. Daß die Embryonalhüllen, nach dem was ich beobachtet hatte, nur im Bereiche der sero-amniotischen Verbindung gesprengt werden könnten, ging ja schon aus dem Umstande klar hervor, daß bei dem Sprengen die Allantois nirgends eröffnet wurde.

Um nun mit Sicherheit zu entscheiden, ob der als wahrscheinlich vorausgesetzte Vorgang des Auseinanderweichens der Zellen der sero-amniotischen Verbindung auch tatsächlich stattfinde, entschloß ich mich, das einzige Objekt, das mir zur Verfügung stand und von dem ich Aufklärung erwarten konnte, nämlich die Embryonalhüllen des in Fig. 3 und 4 abgebildeten Embryos, mikroskopisch zu untersuchen. Ich präparierte, nachdem ich kaudal von der die rechte Extremität durchlassenden Öffnung einen Zirkulärschnitt gemacht hatte, die die vordere Körperhälfte bedeckende Kappe der Embryonalhüllen ab und mikrotomierte dieselbe senkrecht auf die Ebene der Öffnung.

Das, was ich bei der Durchmusterung der Schnittserie fand, hat mich nun insoferne enttäuscht, als ich volle Klarheit über den Prozeß der Eröffnung der Amnionhöhle und des Entstehens der Öffnung in den Embryonalhüllen nicht gewinnen konnte. Nur das eine glaube ich mit voller Sicherheit sagen zu können, daß nämlich die Eröffnung der Amnionhöhle in dem in Fig. 3 und 4 abgebildeten Falle nicht durch Auseinanderweichen der zelligen Elemente der sero-amniotischen Verbindung, sondern durch ein Einreißen der Embryonalhüllen neben dieser Verbindung erfolgte, welche allerdings eine Eröffnung des Allantoiskavums nicht zur Folge hatte.

Nebenstehende Fig. 2 zeigt uns einen Schnitt durch die Ränder der Öffnung.[1] Der mediale Rand erscheint dicker als der laterale. Dabei erkennt man, daß sich die Höhle der Allantois bis nahe an den

Fig. 2.



Schnitt durch die beiden Ränder der Öffnung in den Embryonalhüllen des Embryos der Fig. 3 und 4 auf Tafel 1.
All. = Allantois, E. = Epithellamelle.

medialen Rand heran erstreckt, während sie sich in ziemlich weiter Entfernung vom lateralen Rande befindet. Die Ränder selbst sind von einem niedrigen Epithel überzogen, welches ähnlich aussieht wie das angrenzende Epithel des Amnions und der serösen Haut. Wäre nun die Öffnung in der Weise entstanden, wie ich dies ursprünglich für wahrscheinlich gehalten hatte, so würden weitere Komplikationen im Baue der Ränder nicht nachzuweisen sein. Dies ist aber nicht der Fall. Betrachtet man den medialen Rand genauer, so bemerkt man, daß von dem Epithelüberzuge seiner dem Embryo zugewendeten Fläche eine breitbasige Epithelplatte ausgeht, die mit dem Epithelüberzuge der serösen Haut in kontinuierlicher Verbindung steht. Zwischen dieser Epithelplatte aber und dem Epithelüberzuge des Randes selbst befindet sich eine ziemlich dicke Lage von Bindegewebe. Verfolgt man die Epithelplatte durch die Schnittserie kaudalwärts, so wird es evident, daß sie nichts anderes ist als die Epithelplatte der sero-amniotischen Verbindung. Aus dieser Tatsache muß gefolgert werden, daß die Öffnung in unserem Falle durch einen

[1] Die Distanz zwischen den beiden Rändern wurde in der Figur aus Gründen der Raumersparnis auf gut ein Viertel reduziert.

Einriß an der rechten Seite der sero-amniotischen Verbindung gebildet wurde, wobei sich die Ränder der so entstandenen Öffnung sofort mit Epithel überzogen haben müssen. Aber auch der laterale Rand der Öffnung, an den eine stark verdünnte Partie der Embryonalhüllen anschließt, in welche die Allantoishöhle nicht hineinreicht, enthält eine ähnliche Epithelplatte, die ebenfalls breitbasig an seiner Amnionseite beginnt und sich von hier aus schief durch die dünne Partie der Embryonalhüllen hindurchzieht, um in unmittelbarer Nachbarschaft des gegen den Rand vorspringenden Teiles der Allantois mit dem Epithel der serösen Haut in Verbindung zu treten. Verfolgt man die Epithellamellen der beiden Ränder kranialwärts, so sieht man, daß sie im kranialen Rande der Öffnung unmittelbar ineinander übergehen. Es erstreckt sich also die Epithellamelle, die, wie oben gesagt wurde, eine Fortsetzung der sero-amniotischen Verbindung ist, aus dem medialen Rande der Öffnung durch den kranialen in ihren lateralen und zeigt während ihres Verlaufes durch den kranialen Rand ganz ähnliche Beziehungen zum Epithel der serösen Haut und des Amnion wie im Bereiche des lateralen Randes.

Die Schnitte, welche den kaudalen Rand der Öffnung in tangentialer Richtung trafen, ergaben leider keine ganz klaren Bilder. Erstlich war die Schnittrichtung der Untersuchung nicht gerade günstig und

Fig. 3.



Schnitt durch die ventral vom Kopfe befindliche Partie der Embryonalhüllen des Embryos der Fig. 3 und 4 auf Tafel 1. All. = Allantois, s. a. V. = sero-amniotische Verbindung.

zweitens war der kaudale Rand nicht unerheblich verletzt, Verletzungen, welche ich darauf zurückführe, daß der Embryo, nachdem er in die Fixierungsflüssigkeit gebracht worden war, noch längere Zeit hindurch sehr lebhafte Bewegungen mit seiner freien Extremität ausgeführt hatte, und zwar auch dann noch, als die Embryonalhüllen in ihren oberflächlichen Partien bereits durchfixiert waren. Diese Bewegungen, die wegen der Lage der Öffnung hauptsächlich gegen ihren kaudalen Rand gerichtet waren, hatten nun zur Folge, daß dieser Rand mehrfach verletzt wurde, was nicht hätte geschehen können, wenn die Embryonalhüllen ihre vitale Elastizität hätten beibehalten können. Ich vermag daher über die Verhältnisse des kaudalen Randes der Öffnung nur auszusagen, daß er von einer ziemlich mächtigen Epithelverdickung von unregelmäßiger höckeriger Oberfläche besetzt war, die aber ebenso wie die unterliegenden Gewebsschichten eine Reihe von Läsionen aufwies. Insbesondere war auch das Epithel der serösen Haut und des Amnions in der Nachbarschaft des kaudalen Öffnungsrandes abgehoben und lädiert, Läsionen, die sich auch eine Strecke weit gegen den medialen Rand der Öffnung verfolgen ließen, während der laterale Rand, der offenbar durch die Bewegungen der Extremität weniger zu leiden hatte, keine solchen Läsionen zeigt. Freilich könnte man die vorhandenen Läsionen auch für physiologische ansehen, doch glaube ich nach der ganzen Sachlage nicht, daß dies richtig wäre.

Die Epithellamelle des lateralen Öffnungsrandes endigt unmittelbar kaudal vom kaudalen Rande der Öffnung in etwas unregelmäßiger Weise, die hier ausführlicher zu beschreiben keinen Zweck hätte. Nur möchte ich noch hervorheben, daß sie mit einem spitzen Fortsatze an dem Epithel der serösen Haut ausläuft.

Obenstehende Fig. 3 stellt einen Schnitt dar, welcher in einiger Entfernung kaudal vom Rande unserer Öffnung geführt ist. Er zeigt uns vor allem die sero-amniotische Verbindung, die, wie schon früher

erwähnt wurde, die Fortsetzung der Epithellamelle des medialen Öffnungsrandes in kaudaler Richtung bildet. Vor allem aber wurde der Schnitt abgebildet, um zu zeigen, wie weit in dieser Gegend, im Vergleiche mit Stadien, in denen die Eröffnung der Embryonalhüllen noch nicht begonnen hat, die beiden Teile der Allantoishöhle auseinanderliegen und wie sich zwischen den beiden Allantoisausladungen eine breite Bindegewebsplatte ausgebildet hat, die nur durch eine Vermehrung und Ausdehnung der an der rechten Seite der sero-amniotischen Verbindung gelegenen Bindegewebsmasse des sogenannten Suspensorialbandes des Amnions gebildet worden sein konnte. Besonders dünn ist diese Platte in der unmittelbaren Nachbarschaft der sero-amniotischen Verbindung, während sie weiter nach rechts hin eine recht erhebliche Verdickung aufweist.

Ich kann somit nach den im obigen mitgeteilten Tatsachen bezüglich des in Fig. 3 und 4 abgebildeten Objektes nur das Eine mit Sicherheit sagen, daß bei ihm die Eröffnung der Embryonalhüllen ohne direkte Beteiligung der sero-amniotischen Verbindung an der rechten Seite dieser Verbindung erfolgte. Wie aber die Verhältnisse des Randes der einmal entstandenen Öffnung zu erklären wären, dafür fehlt mir vorläufig noch der Schlüssel. Hier könnte nur die Untersuchung eines Objektes, bei welchen nur erst eine ganz kleine Öffnung in den Embryonalhüllen gebildet ist, Aufklärung bringen. Über ein solches Objekt verfüge ich jedoch leider nicht und es wird auch nicht ganz leicht sein eines zu erhalten. Mußte ich doch nahe an 40 Eier opfern, um die in den Fig. 3 bis 11 auf Taf. 1 abgebildeten Stadien zu bekommen. Und dabei konnte ich noch recht zufrieden sein, daß mir der Zufall wenigstens einige mit Rücksicht auf das Abstreifen der Embryonalhüllen wichtige Entwicklungsstadien in die Hand spielte.

Daß die einmal gebildete Öffnung der Embryonalhüllen durch energische Bewegungen des Kopfes und der Extremitäten rasch eine Vergrößerung erfahren muß, ist wohl einleuchtend. Ob diese Vergrößerung aber nur durch eine Dehnung der Ränder der Öffnung erfolgt, oder ob die Bindegewebsplatte, welche sich zwischen der sero-amniotischen Verbindung und der rechten kranialen Allantoisausladung befindet (vergl. Textfig. 3), bis an den vorderen Pol des Dottersackes heran einreißt, vermag ich natürlich nicht zu sagen. Sicher ist, daß bei dem in den Fig. 5, 6 und 7 abgebildeten Objekte der ventrale Rand der Öffnung den kranialen Pol des Dottersackes bereits erreicht hat.

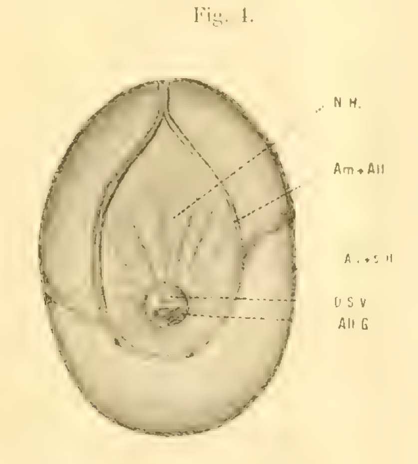
Ich habe in Fig. 23 auf Taf. 2 versucht, die Verhältnisse der Embryonalhüllen dieses Objektes darzustellen. Der Leser wird sich nun bei Betrachtung dieses Schemas leicht ein Bild davon machen können, wie die Embryonalhüllen weiter abgestreift werden und wie sich schließlich Verhältnisse herstellen, wie sie der in Fig. 10 und 11 auf Taf. 1 abgebildete Embryo zeigt. Bei diesem Embryo scheint von den Embryonalhüllen nichts mehr vorhanden zu sein. Nur der mächtige Dottersack ist noch zu sehen. Wenn man aber den Dottersack genauer betrachtet, so erkennt man (vergl. insbesondere Fig. 11) an seiner Oberfläche zwei Felder, die durch einen ringförmigen, mit der kaudalen Zirkumferenz der Nabelöffnung in Verbindung stehenden Wulst scharf voneinander gesondert sind. Das kleinere, mehr dem Bauchschilde des Embryo zugewendete Feld erschien dabei an dem noch nicht fixierten Objekte intensiv dottergelb gefärbt, ziemlich glatt und anscheinend gefäßlos, während im Bereiche des größeren Feldes zahlreiche Gefäße vorhanden waren, die von Stämmen ausgingen, welche gegen den kaudalen Rand der Nabelöffnung hin verfolgt werden konnten. Auch war die Farbe dieses Feldes eine mehr rötliche. Das in Fig. 24 auf Taf. 2 dargestellte Schema zeigt nun, wie bei diesem Embryo die Verhältnisse im Bereiche des Dottersackes liegen. Indem sich nämlich die zurückgestreiften Embryonalhüllen zusammengezogen und dem Dottersacke innig angelegt haben, wird der größere Teil des Dottersackes von der mit Amnion und seröser Haut überkleideten Allantois bedeckt, während sein kleinerer Teil nur von jenen Abschnitten des Amnions überzogen ist, den ich in der Folge als Nabelhaut bezeichnen und näher charakterisieren werde. Dabei besteht zwischen der eigentlichen Dottersackwand und der Hülle des Dottersackes keinerlei Verbindung, so daß also auch die Gefäße des Dottersackes mit denen der Allantois nicht in Kommunikation treten können, eine Tatsache, welche schon E. **Giacomini** (5, 6) bekannt war. Der Dottersack steckt also jetzt in einem häutige Sacke, der vom Amnion, der serösen Haut und der Allantois gebildet wird. Dabei ist dieser Sack in seinem größeren Anteile dreischichtig (zwei Lamellen Allantois und eine Lamelle zum Teil

aus Amnion, zum Teil aus seröser Haut gebildet). Ich will diesen Sack in der Folge als Dottersackhülle bezeichnen. Wenn ich für ihn nicht den Namen Hautdottersack wähle, den Voeltzkow (24) für die Hülle des Dottersackes der Krokodile verwendet hat, so geschieht dies, weil die Hüllen des Dottersackes von *Emys* und von *Crocodilus* einander nicht völlig entsprechen, denn an der Bildung der Dottersackhülle von *Emys* beteiligen sich die gesamten Embryonalhüllen, was bei *Crocodilus*, wie ich den Angaben Voeltzkow's entnehme, nicht der Fall ist.

Das Amnion ist, wie bereits die Untersuchung jüngerer Stadien lehrt, nicht allenthalben gleich dünn. Entfernt man in einem Stadium, wie ein solches in Fig. 1 und 2 auf Taf. 1 abgebildet ist, den Embryo vom Dottersacke in der Weise, daß der dem Bauchschilde anliegende Teil des Amnions im Zusammenhange mit dem Dottersacke verbleibt, so erkennt man, daß das Amnion in der Umgebung der Nabelöffnung sehr viel dicker ist, als in seinen peripheren Partien.

Untenstehende Fig. 4 zeigt in halbschematischer Weise den Umfang dieser dickeren Partie des Amnions in ihrer Beziehung zum Dottersacke und zu den Hauptgefäßstämmen der Allantois, wie sie sich nach Hinwegnahme des Embryos präsentiert. Sie reicht kranial bis an den kranialen Pol des Dottersackes heran, während sie kaudal vom Nabel auf eine relativ schmale Zone beschränkt ist. Da diese Partie des

Fig. 4.



Ansicht des Dottersackes und der Nabelhaut eines nahezu reifen Embryos.

All. G. = Allantoisgang, D. S. V. = Verbindungsstelle des Dottersackes mit der Darmwand, N. H. = Nabelhaut, Am. + All. = Amnion + Allantois, All. + s. H. = Allantois + seröser Haut.

Amnions, nachdem der Dottersack in die Leibeshöhle aufgenommen worden ist, den Abschluß der Nabelöffnung vermittelt, will ich sie in der Folge als Nabelhaut bezeichnen, ohne durch diese Bezeichnung geradezu ausdrücken zu wollen, daß sie mit der von H. Virchow (21) beim Hühnchen als Nabelhaut bezeichneten Membran vollkommen homolog sei. Die Nabelhaut unterscheidet sich von den an sie anschließenden Partien des Amnions, wie schon erwähnt wurde, vor allem durch ihre größere Dicke (vergl. Fig. 21 auf Taf. 2). Ihre dem Dottersacke zugekehrte Fläche ist glatt, während die dem Bauchschilde zugewendete Fläche zahlreiche, leicht wellig verlaufende Furchen aufweist (vergl. Textfig. 4), die radiär um den Nabel angeordnet sind.

Untersucht man die Nabelhaut an Durchschnitten (vergl. Fig. 21 auf Taf. 2), so hat man zunächst den Eindruck, als würde sie eine Fortsetzung der Haut des Bauchschildes darstellen. In der Tat sieht man die Epidermis des Bauchschildes nahezu unverändert, wenn auch etwas verdünnt auf die Nabelhaut übergehen, und erkennt an ihr, sowie an der übrigen Epidermis eine deutliche Epitrichialschichte. Während aber in der Lederhaut des Bauchschildes schon massenhaft kollagene Fasern entwickelt sind, die sich in den verschiedensten Richtungen überkreuzen und geradezu einen Faserfilz bilden, fehlen solche in der Bindegewebsschichte der Nabelhaut vollständig. Auch zeigt dieses Bindegewebe noch recht deutlich den Charakter embryonalen Bindegewebes. Vergeblich habe ich aber in der Nabelhaut nach glatten Muskel-

fasern gesucht, obwohl ich nach dem späteren Verhalten dieser Membran mit ziemlicher Sicherheit erwartet hatte, solche zu finden. Auch zahlreiche Blutgefäße finden sich in der Nabelhaut. Sie stehen in Verbindung mit den Blutgefäßen der Leibeswand. An ihrer Peripherie verdünnt sich die Nabelhaut ziemlich unvermittelt, um in das überaus dünne mit der Allantois verwachsene eigentliche Amnion überzugehen.

Hat sich der Embryo von seinen Hüllen befreit, so spannt sich die Nabelhaut glatt über den von der Allantois nicht bedeckten Teil des Dottersackes aus und läßt, da sie recht durchsichtig ist, die gelbe Farbe des Dottersackes gut durchscheinen, wie dies auch bei dem Embryo der Fig. 10 und 11 auf Taf. 1 der Fall war (vergl. mit Rücksicht auf das Verhalten der Nabelhaut zum Dottersacke auch das Schema Fig. 24 auf Taf. 20).

Vergleicht man die Dimensionen des Dottersackes des in Fig. 10 und 11 abgebildeten Embryo mit denen des in Fig. 6 wiedergegebenen, so hat man, auch dann, wenn man annimmt, daß der Dottersack des Embryo der Fig. 10 und 11 schon von vornherein etwas kleiner war, als der des Embryo der Fig. 6, entschieden den Eindruck, als hätte er sich nach dem Abstreifen der Emoryonalhüllen etwas verkleinert. Tatsächlich ist denn auch der Dottersack dieses Embryo, soweit er äußerlich sichtbar ist, kleiner geworden, indem er zum Teile in die Bauchhöhle aufgenommen zu werden beginnt. Man erkennt dies daran, daß der Durchmesser der Nabelöffnung bei dem Embryo der Fig. 10 und 11 beinahe $1^1/_2$mal so groß geworden ist, wie bei jüngeren Embryonen.

Die Aufnahme des Dottersackes scheint nun recht rasch vor sich zu gehen. Ich schätze die Zeit, in der die Aufnahme erfolgt, auf vier Tage. Zwei Tage, bevor das junge Tier das Ei verläßt, zeigt der äußerlich noch sichtbare Teil des Dottersackes Verhältnisse, wie sie die Fig. 12 auf Taf. 1 wiedergibt. Seine Hülle erscheint in leichte Falten gelegt, die von einer etwas kaudal vom ventralen Dottersackpole befindlichen seichten Einziehung ausgehend, radiär gegen den Rand der Nabelöffnung ziehen. Dabei scheint es, als würde nunmehr der größte Teil der Dottersackhülle allein von der Nabelhaut gebildet sein und sich nur in den kaudal von der oben erwähnten Einziehung befindlichen Partien die Allantois an der Hüllenbildung beteiligen. Daß dies tatsächlich der Fall ist, sehe ich bei einem Embryo, dessen Dottersack schon nahezu vollständig in die Bauchhöhle aufgenommen war und bei dem ich das Bauchschild von der kranialen Seite her vorsichtig abgelöst hatte. Von der Leibeshöhlenseite her betrachtet, präsentierte sich bei ihm der Nabel als ein ovales Fenster, das durch die ziemlich durchsichtige, bruchsackartig vorgetriebene Nabelhaut verschlossen war, an deren Innenseite, und zwar im Bereiche ihrer kaudalen Hälfte, ein ovoider rötlich gefärbter Körper, ein Rest der gänzlich verschrumpften Allantois und ihrer Hüllen aufsaß, von dem sich ein platter Strang, der Rest des Allantoisganges mit der anschließenden Harnblase, gegen das Becken herabzog.

Auch E. Giacomini (9) hat diesen ovoiden Körper bei ganz jungen Schildkröten beobachtet und ihn, wie ich glaube, mit vollem Rechte mit dem von ihm bei anderen Reptilien beobachteten Corpus allantoideum verglichen.

Wie erfolgt nun die Aufnahme des Dottersackes in die Leibeshöhle oder, richtiger gesagt, durch welche Kräfte wird er in die Leibeshöhle hineingedrückt? Da die Nabelhaut, die nur einen kleinen Abschnitt der Dottersackhülle bildet, wie früher schon erwähnt wurde, keine glatten Muskelfasern enthält, kann für die Beistellung von Kräften, welche den Dottersack in die Leibeshöhle hineinbefördern, zunächst wohl nur jener größere Teil seiner Hülle in Betracht kommen, der aus den beiden Lamellen der Allantois und dem mit ihrer Außenlamelle verwachsenen, zum Teile aus dem Amnion, zum Teile aus der serösen Haut gebildeten Blatte besteht (vergl. Fig. 24). In der Tat läßt sich nachweisen, daß in der Wand der Allantois glatte Muskelfasern in großer Menge vorkommen, deren Züge sich unmittelbar in die ziemlich ansehnliche Schichte glatter Muskulatur des Allantoisganges fortsetzen. Stellen wir uns nun vor, daß sich diese glatten Muskelfasern der Allantois zusammenziehen, so wird durch sie sicherlich ein Druck auf den Dottersack ausgeübt werden, der ihn, da die Nabelhaut eine ziemliche Resistenz zu besitzen scheint, nur durch die Nabelöffnung in die Bauchhöhle hineinbefördern kann. Dabei stelle ich mir jedoch vor, daß die Wirkung der glatten Muskelfasern auch noch durch andere Kräfte unterstützt werden dürfte, die durch in der Wand

der Allantois selbst sich abspielende Prozesse, die zur Schrumpfung des ganzen Organes und zu seiner Umbildung in das Corpus allantoideum führen, erzeugt sind.

Nun sehen wir aber (vergl. Fig. 12), daß, nachdem der von der Allantois beigestellte Teil der Hülle des Dottersackes fast vollständig verschwunden ist, noch ein kleiner von der Nabelhaut bedeckter Teil des Dottersackes prominiert, der noch etwas später auch in die Leibeshöhle Aufnahme findet. Für diesen Teil des Dottersackes kann nur eine Schrumpfung der Nabelhaut das treibende Moment abgeben. Und eine solche Schrumpfung muß denn auch tatsächlich stattfinden, wenn sich Verhältnisse in der Nabelgegend herstellen sollen, wie sie etwa die Fig. 13 zeigt. Übrigens beweisen auch die an der den Nabel verschließenden Nabelhaut bei neugeborenen Tieren zu beobachtenden Faltenbildungen evident, daß ein solcher Schrumpfungsprozeß stattgefunden haben muß.

Erwähnen will ich hier übrigens noch, daß mindestens eine oberflächliche Schichte der gelblich gefärbten Nabelhaut etwa drei bis vier Wochen nach der Geburt abgestoßen wird und dann das stark verschmälerte Nabelfeld, das nun die Gestalt eines im Vergleiche zu seiner Breite sehr langen spitzwinkeligen Rhomboids zeigt, nicht mehr gelblich sondern rötlich gefärbt ist.

Über die Art und Weise wie bei anderen Sauropsiden, bei denen der Dottersack in die Leibeshöhle aufgenommen wird, dieser Prozeß vor sich geht, liegen mehrfach Angaben vor. H. Virchow (21) hat den Prozeß zuerst für das Hühnchen genauer beschrieben und E. Giacomini (7) hat ihn später bei *Lacerta muralis* und *Tropidonotus* verfolgt und gezeigt, daß er im wesentlichen ähnlich abläuft wie beim Hühnchen, nur daß er in Übereinstimmung mit den Angaben Rathke's bei *Tropidonotus* und *Vipera* eine Beteiligung der glatten Muskulatur des Dottersackstieles bei diesem Prozesse nachweisen konnte. Auch spielt nach den Angaben dieses Autors die sich zusammenziehende Innenlamelle der Allantois bei dem Prozesse der Aufnahme eine nicht unwesentliche Rolle. In einer folgenden Abhandlung (8) hat dann derselbe Autor auseinandergesetzt, daß auch bei den Vögeln (er hatte hauptsächlich Embryonen der Taube untersucht) eine Verkürzung des Dottersackstieles bei der Aufnahme des Dottersackes zu konstatieren sei und daß außer der Zusammenziehung der Nabelhaut auch die glatten Muskelfasern des mit ihr in Verbindung stehenden Allantoisstieles einen Einfluß auf die Beförderung des Dottersackes ausüben dürften.

Später hat endlich Voeltzkow (24) in ziemlich eingehender Weise die Aufnahme des Dottersackes bei den Embryonen von *Crocodilus* beschrieben und an der Hand eines guten Schemas erläutert, wobei er zu dem Resultate kommt, daß auch bei dieser Form die Aufnahme in ähnlicher Weise erfolgt und durch ähnliche Kräfte herbeigeführt wird wie beim Hühnchen.

Aber alle bisher auf das Schicksal ihrer Embryonalhüllen untersuchten Formen der Sauropsiden zeigen das Gemeinsame, daß bei ihnen, bevor sie das Ei verlassen, ein Teil ihrer Embryonalhüllen verloren geht, respektive im Ei zurückbleibt. Ja bei gewissen Formen, wie bei *Lacerta vivipara* (Strahl, 19) und *Seps chalcides* (E. Giacomini, 7), wird sogar der allerdings stark verkleinerte Dottersack mit den ganzen Embryonalhüllen abgestoßen. Beim Krokodil (Voeltzkow 23) und bei den Vögeln wieder bleiben die Embryonalhüllen, soweit sie nicht an der Bildung der Dottersackhülle (Hautdottersack Voeltzkow's Nabelhaut H. Virchows) beteiligt sind, in der Eischale zurück, während die sich zusammenziehende Dottersackhülle nach der Aufnahme des Dottersackes in die Leibeshöhle die Nabelöffnung verschließt Bei *Lacerta muralis* konnte sich E. Giacomini (7) davon überzeugen, daß nur kleine Stücke der äußeren Lamelle der Allantois und der serösen Haut in der Eischale zurückbleiben, während die übrigen Teile der Allantois und das Amnion kurze Zeit bevor der Embryo das Ei verläßt in die Leibeshöhle aufgenommen werden. Mit Recht bezeichnet E. Giacomini diesen bei *Lacerta muralis* beobachteten Vorgang als einen sehr primitiven.

Aber noch sehr viel primitiver liegen in dieser Beziehung, wie aus meinen Angaben zu ersehen ist, die Verhältnisse bei *Emys*, indem bei diesem Tiere von den Embryonalhüllen in der Regel auch nicht der geringste Teil abgestoßen wird, abgesehen davon, daß die Embryonalhüllen selbst gesprengt werden, ohne daß ein Zerreißen der Allantois erfolgt. Darüber, wie sich in dieser Beziehung andere Schildkrötenarten verhalten, scheint nur wenig bekannt zu sein. So weit ich sehen konnte, sind es nur Angaben von

Mitsukuri (14), welche sich auf *Clemmys japonica* beziehen, die hier in Betracht kommen. Mitsukuri schildert den Vorgang des Abstreifens der Embryonalhüllen bei *Clemmys* folgendermaßen: »The Amnion is torn into shreds, but the Allantois seems to be split open by the anterior limbs of the emerging embryo along the sero-amniotic seam — if not always, at least in some cases, for I have specimens in which the Allantois has been cast away in this manner and is uninjured.» Bei dieser Schildkrötenform kommt es also mindestens in einzelnen Fällen vor, daß, während das Amnion zerrissen wird, die Allantois beim Abstreifen der Embryonalhüllen keine Verletzung erleidet. Aber die Angaben Mitsukuri's sind doch nicht so erschöpfend, daß man sich ein vollkommen klares Bild von den Verhältnissen bei *Clemmys* machen, könnte, und vor allem läßt sich schwer entscheiden, ob sich nach dem Abstreifen der Embryonalhüllen, nachdem vorher das Amnion zerrissen worden war, ähnliche Verhältnisse herstellen können, wie sie bei *Emys* festgestellt wurden. Jedenfalls verhält sich aber *Clemmys*, trotzdem bei ihr das Amnion zerrissen wird, primitiver als andere Reptilien, weil bei ihr die Allantois unverletzt bleiben kann, oder vielleicht sogar in der Regel unverletzt bleibt. Jedenfalls wird es von Wichtigkeit sein festzustellen, ob auch bei anderen Schildkröten ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei *Emys*. Sollte sich dies, wie ich für sehr wahrscheinlich halte, wirklich herausstellen, so wird man sagen können, was jetzt schon für *Emys* gesagt werden kann, daß in dieser Beziehung die Schildkröten als diejenigen Vertreter der Reptilien erscheinen, bei denen sich die ursprünglichsten Verhältnisse erhalten haben. Noch primitiver würde allerdings der Vorgang des Abstreifens der Embryonalhüllen erscheinen, wenn ihre Eröffnung durch ein Auseinanderweichen der Zellen der sero-amniotischen Verbindung erfolgen würde. Es ist übrigens durchaus nicht unmöglich, daß einmal eine Schildkrötenform gefunden wird, bei der dieser als besonders primitiv anzusehende Vorgang bei der Eröffnung der Embryonalhüllen sich tatsächlich vollzieht.

Hinweisen möchte ich schließlich noch darauf, daß man sich aus Verhältnissen der Embryonalhüllen, die denen von *Emys*, wie sie von mir in Fig. 22 auf Taf. 2 dargestellt wurden, ähnlich sind, ohne große Schwierigkeiten Verhältnisse entwickelt denken kann, wie sie Voeltzkow (24) für das Krokodil (vergl. seine schematische Fig. 1 auf p. 376) festgestellt hat. Man braucht sich ja nur vorzustellen, daß vor allem die sero-amniotische Verbindung schwindet und daß die Nabelhaut eine größere Ausdehnung erlangt, als dies bei *Emys* der Fall ist. Sie wird dann allmählich parallel mit einer von ihrer Wachstumszunahme abhängigen und in der gleichen Richtung vor sich gehenden Ausdehnung der Amnionhöhle einen immer größeren Teil des Dottersackes umfassen, bis schließlich von diesem, so wie dies bei *Crocodilus* tatsächlich der Fall ist, nur eine ganz kleine, nicht von der Nabelhaut bedeckte Partie seiner Ventralseite frei bleibt.

Die sogenannte Eischwiele, ihre Entwicklung und die Rolle, welche sie beim Verlassen des Eies spielt.

Das Vorkommen einer sogenannten Eischwiele bei Schildkröten hat als erster Mayer in Bonn (10) im Jahre 1841 für die Carettschildkröte festgestellt und hervorgehoben, daß das Gebilde, ähnlich wie die ebenfalls von ihm zuerst beschriebene Eischwiele der Krokodile und des Hühnchens,[1] ein krystallinischer Hornzahn, ein Gebilde der äußeren Haut, also eine andere Bildung sei, als der im selben Jahre von Johannes Müller (15) bei Eidechsen und Schlangen entdeckte Eizahn. Später hat dann Röse (17), der den jetzt allgemein gebräuchlichen Namen für das Gebilde eingeführt hat, die Eischwiele von *Chelone midas* abgebildet. Aber seine Abbildung zeigt eigentlich nur den Sitz des Gebildes und gibt weder eine klare

[1] Meines Wissens war Yarell (25) der Entdecker der Eischwiele der Vögel.

Vorstellung von seiner Form, noch von seiner Beziehung zum Hornbelag des Oberkiefers.[1] Da mir andere Abbildungen der Eischwiele einer Schildkröte nicht bekannt geworden sind, habe ich photographische Bilder dieses Organes einer neugeborenen *Emys* in Fig. 14 und 15 auf Taf. 1 wiedergegeben. Besonders gut präsentiert sich die Eischwiele in der Ansicht von der Seite (Fig. 15) und in der Dorsalansicht (Fig. 14). Sie stellt ein niedriges, mit ziemlich scharfer Spitze versehenes, breitbasig der Schnauzenspitze aufsitzendes Horn dar, welches dorsalwärts gegen die übrige Haut scharf abgegrenzt erscheint (Fig. 14), während es seitlich und ventral ohne Grenze in den Hornbelag des Kiefers übergeht (Fig. 15). Wie der in Fig. 20, Taf. 2 abgebildete Sagittaldurchschnitt lehrt, bildet die Eischwiele ein Continuum mit dem Hornbelag des Oberkiefers. Sie besteht wie dieser aus echter Hornsubstanz, das heißt aus platten verhornten Elementen, die mindestens, so weit ihre oberflächlichen Schichten in Betracht kommen, keinerlei Kernreste mehr erkennen lassen, während in den der Schleimschichte der Epidermis zunächst gelegenen Schichten noch Kernreste nachgewiesen werden können. Dieselben nehmen aber bei der von mir benützten Doppelfärbung mit Parakarmin und Bleu de Lyon nur den letzteren Farbstoff auf. Zur Zeit, wenn das junge Tier das Ei verläßt, besitzt die Eischwiele an ihrer Spitze keinen Überzug von Seiten der sogenannten Epitrichialschichte mehr, nur an ihren Abhängen sind noch spärliche Reste dieser Schichte in Form eines überaus dünnen Belages nachzuweisen, der in Fig. 20 auf Taf. 2 wegen seiner Dünne nicht wiedergegeben werden konnte. Auch scheint dieser Überzug nur noch aus Zellresten der an die Hornsubstanz der Eischwiele jüngerer Entwicklungsstadien angrenzenden Schichte platter Elemente des Epitrichiums zu bestehen. Wenigstens konnte ich in diesem Belage bei dem einen untersuchten Objekte keine unverletzte Zelle mehr nachweisen.

Nicht bei allen Schildkröten besitzt die Eischwiele die gleiche Gestalt. So sehe ich sie bei einem nahezu reifen Embryo von *Testudo graeca* annähernd meißelförmig (vergl. Fig. 16 auf Taf. 1) gestaltet. Nur weiß ich freilich nicht, ob diese Gestalt auch dann noch erhalten bleibt, wenn die ziemlich dicke Epitrichialschichte abgestoßen wird und die eigentliche Hornsubstanz zu Tage tritt. Denn jedenfalls ist bei dem Embryo der Fig. 16 die Eischwiele noch von einer ansehnlichen Lage epitrichialer Zellen bedeckt.

Über die Entwicklung der Eischwiele bei Schildkröten gibt Röse (17) an, daß sie in ähnlicher Weise erfolge, wie bei den Vögeln, eine Angabe, die ich im allgemeinen nur bestätigen kann. Ihre Entwicklung beginnt bei *Emys* relativ frühzeitig. Sie erscheint bei Embryonen von 4·2 *mm* Kopflänge als eine ganz niedrige, kaum merkbare Erhabenheit im Bereiche der Schnauzenspitze. Dieselbe ist durch eine lokale Vermehrung der zelligen Elemente der Schleimschichte der Epidermis bedingt. Infolge dieser Vermehrung wird im Gebiete der Eischwielenanlage das Stratum Malpighii mehrschichtig, während es im Gebiete des übrigen Körpers im allgemeinen noch aus einer einfachen Lage kubischer oder noch

---

[1] Röse macht dabei eine unrichtige Angabe, die ich hier korrigieren möchte. Er sagt: »Johannes Müller, der bei Schlangen und Eidechsen den wahren Eizahn entdeckte, fand bei Krokodilen und Schildkröten auf der Fläche des Oberkiefers ein Gebilde, welches er sehr richtig mit der Eischwiele der Vögel vergleicht.« Nun war es aber nicht Johannes Müller, sondern Mayer in Bonn, der die Eischwiele bei Krokodilen und Schildkröten entdeckt hat und zwar nachdem im gleichen Jahre J. Müller den Eizahn von Schlangen und Eidechsen beschrieben hatte. Letzterer hat dabei allerdings darauf hingewiesen, daß man diesen Zahn mit der Schwiele am Oberschnabel des Vogelfötus vergleichen könnte, hebt aber ausdrücklich hervor, daß diese Schwiele keine Ähnlichkeit mit einem Zahne habe.

Röse hat offenbar weder die Mitteilung von J. Müller, noch die von Mayer im Originale nachgelesen, sondern sich auf das verlassen, was Gardiner (3) sagt, der aber die Angaben der beiden erstgenannten Autoren auch nicht richtig wiedergibt. Gardiner spricht nämlich zuerst über das, was Mayer über die Eischwiele des Hühnchens sagt, meint, daß Mayer, da er von zwei Eizähnen spricht, einen abnormalen Embryo untersucht habe und fährt dann fort: »In demselben Jahre entdeckte J. Müller bei einigen Schlangen und Eidechsen einen Zwischenkieferzahn, welcher, um die Eihaut zu spalten, aus der Mundhöhle herausragt. Auch die Krokodile und Schildkröten besitzen nach ihm einen Eizahn, aber einen solchen, der sich auf der Fläche des Oberkiefers erhebt und mit dem Vogelzahne verglichen wird.« Diesen Vergleich hat nun nicht J. Müller, der die Eischwiele der Krokodile und Schildkröten damals gar nicht kannte, sondern Mayer angestellt.

niedrigerer Elemente (vergl. Fig. 17) besteht. Dagegen setzt sich das Epitrichium, dessen Zellen sich mit Parakarmin besonders intensiv färben, über der Eischwiele, ebenso wie in der übrigen Epidermis aus einer einfachen Lage kubischer Elemente zusammen und nur an einzelnen Stellen der Anlage findet man in dieser Schichte zwei übereinanderliegende Zellen vor. Gegen die Peripherie der Eischwielenanlage werden aber diese Zellen rasch niedriger und übergehen in die ganz platten Zellen des Epitrichiums der Umgebung.

Bei einem Embryo von 5·12 *mm* Kopflänge tritt die Eischwielenanlage als stumpfkonischer Zapfen schon sehr deutlich über die Umgebung hervor und man erkennt an einem medianen Sagittalschnitte durch dieselbe, wie ein solcher in Fig. 18 auf Taf. 2 wiedergegeben ist, wie dieser Zapfen hauptsächlich infolge einer lokalen Vermehrung der Zellen der Schleimschichte, die die Grundlage der ganzen Anlage bilden, entstanden ist. Diese Zellen zeichnen sich vor den übrigen Zellen der Schleimschichte durch ihren etwas größeren Kern und dadurch aus, daß an ihnen die Kernmembran besonders scharf hervortritt. Gegeneinander sind die Zellen kaum abgrenzbar. Ihr Protoplasma färbt sich mit Bleu de Lyon intensiv blau und hält bei der Differenzierung in 70 % Alkohol diesen Farbstoff auch dann noch zurück, wenn ihn die übrigen Zellen bereits wieder abgegeben haben. Das letztere gilt übrigens auch für die tiefste an die Lederhaut angrenzende Schichte des Stratum Malpighii der Eischwielenanlage, von welcher ja die Zellvermehrung ausgeht, während die auf sie folgenden, bereits der Eischwiele selbst angehörigen Schichten eine an Intensität allmälig zunehmende Blaufärbung zeigen. Offenbar hängt diese Affinität des Protoplasmas der aus dem Stratum Malpighii entstandenen Zellen der Eischwielenanlage für den blauen Farbstoff mit chemischen Veränderungen desselben zusammen, die dem Verhornungsprozesse unmittelbar vorhergehen.

Bedeckt ist die eigentliche Eischwielenanlage von einer mächtigen Schichte epitrichialer Zellen, die wieder aus zwei Lagen besteht. Die oberflächliche Lage ist über der Kuppe der Eischwiele einschichtig und besteht hier aus platten Zellen (vergl. Fig. 18), die nach den Seiten hin ganz allmählich höheren Elementen Platz machen, die schließlich in der Nachbarschaft der Eischwielenbasis recht hoch werden und unregelmäßig prismatische Formen annehmen. Auch wird die Lage hier an manchen Stellen bereits zweischichtig, wobei die tiefer liegenden Zellen kubische oder polygonale Formen darbieten. Die tiefe Lage der Epitrichialschichte dagegen besteht aus ganz platten, im Durchschnitte spindelförmig erscheinenden Zellen, die über der Kuppe der Eischwiele nur in einfacher Lage vorkommen, während sie in der Nachbarschaft ihrer Basis auf eine kurze Strecke weit in zwei Schichten übereinandergelagert gefunden werden. Dabei zeigt diese Zellschichte hier keine scharfe Abgrenzung mehr gegen das Stratum Malpighii. Man erhält dadurch den Eindruck, daß diese Schichte erst sekundär vom Stratum Malpighii gebildet wird und daß fortwährend ein Nachschub von Zellen in diese Schichte aus der Zellmasse des Stratum Malpighii erfolgen müsse.[1]

Jedenfalls vermehren sich die Zellen dieser Schichte in der Folge sehr rasch, so daß sie bei einem Embryo von 6·1 *mm* Kopflänge, bei dem die Zellen der Eischwielenkuppe bereits verhornt sind, wobei sich ihre Kerne aufzulösen beginnen (vergl. Fig. 19 auf Taf. 2), über dieser bereits in doppelter Lage vorkommen, während sie in der Nachbarschaft der Eischwielenbasis eine ziemlich mächtige, mehrschichtige Lage bilden, die so wie bei etwas jüngeren Embryonen ohne scharfe Grenze in die Zellmassen des Stratum Malpighii übergehen. Aber auch die oberflächliche Lage der Epitrichialschichte zeigt sich in diesem Stadium in der Nachbarschaft der Eischwielenbasis bereits allenthalben zweischichtig. Während somit in

---

[1] Ein Stadium der Eischwielenanlage, wie es dem der Fig. 19 entspricht, hat anscheinend Rathke (16) bereits beobachtet, ohne über das was er beobachtet hatte ins klare gekommen zu sein, weil ihm offenbar die Angaben von Mayer nicht mehr in Erinnerung waren. Rathke sagt p. 228: »An dem vorderen Teile des Oberkiefers erschien sie« (die Epidermis) »viel dicker, besonders an der Spitze desselben, wo sie einen kleinen warzenförmigen und kreideweißen Auswuchs bildete, der eine geringe Menge von kohlensaurem Kalk enthielt und einige wenige kleine Luftbläschen entweichen ließ, als er mit verdünnter Salzsäure in Berührung gebracht worden war.«

diesem Entwicklungsstadium die Kuppe der Eischwiele bereits verhornt ist, finde ich sonst in keinem Edidermoidalgebilde auch nur Spuren beginnender Verhornung. Erst bei einem Embryo von 7·5 *mm* Kopflänge beginnt sich das Protoplasma der Zellen der Krallenanlagen mit Bleu de Lyon leicht bläulich zu färben, also jene Veränderungen zu zeigen, die der Verhornung vorausgehen. Und noch ein weniges später erst treten ähnliche Erscheinungen im Epidermisüberzuge der Kieferränder auf.

Erst sehr spät stößt sich die Epitrichialschichte der Eischwiele ab. Bei einem Embryo, dessen Rückenschild eine größte Länge von 20 *mm* hatte, der unmittelbar vor dem Abstreifen der Embryonalhüllen stand und bei dem der Hornbelag der beiden Kiefer bereits wohlausgebildet war, war sowohl der letztere als auch der größte Teil der Oberfläche der Eischwiele noch von einer dicken, mehrschichtigen Lage epitrichialer Zellen bedeckt. Dieselbe fehlte nur über der Spitze der Eischwiele, woraus hervorgeht, daß das Abstoßen der Epitrichialschichte an der Spitze der Eischwiele beginnt. Von einer Resorption der Zellen der Epitrichialschichte, oder gar von einer Verhornung, wodurch diese Schichte in die Hornschichte aufgenommen würde, konnte ich nichts wahrnehmen. Auch bei den ältesten von mir untersuchten Embryonen war die Epitrichialschichte stets überaus scharf gegen die Hornschichte abgegrenzt.

Erwähnen möchte ich hier noch, daß bei dem früher erwähnten Embryo mit einer größten Länge des Rückenschildes von 20 *mm* im Bereiche des Zentrums der Basis der Eischwiele an der Lederhaut deutlich die Bildung einer größeren Anzahl von Papillen nachweisbar war, die sich in entsprechende Vertiefungen der Keimschichte der Epidermis einsenkten. Reste dieser Papillen konnte ich auch an dem Objekte der Fig. 20 noch recht deutlich nachweisen.

Wie aus den über die Entwicklung der Eischwiele von *Emys* angeführten Thatsachen, sowie aus den Angaben von Gardiner (3) über die Bildung des entsprechenden Organes bei den Vögeln und denen von Sluiter (18) und Voeltzkow (23) über die Entwicklung der Eischwiele der Krokodile hervorgeht, entsteht dieses Horngebilde, wenn wir von den Verschiedenheiten der äußeren Form absehen, bei *Emys* in ganz ähnlicher Weise wie bei den Vögeln und beim Krokodil. Differenzen bestehen nur bezüglich der Gestalt der Zellen der Epitrichialschichte und bezüglich ihrer Anordnung. Übrigens scheint auch die Bildung von Papillen im Bereiche der Lederhaut unter der Basis der Eischwiele eine Besonderheit von *Emys* zu bilden.

Daß bei den Embryonen der Schildkröten die Eischwiele so wie bei den Krokodilen und Vögeln zur Eröffnung der Eischale diene, wurde bisher allgemein als festehend angenommen. Diese Annahme ist jedoch anscheinend nicht ganz richtig, insoferne als wenigstens bei *Emys* die Eröffnung der Eischale nicht durch die Eischwiele herbeigeführt wird. Ich habe bei im ganzen zehn Eiern den Vorgang des Auskriechens der Jungen aus dem Ei teilweise, oder vollständig beobachtet. Diese Beobachtung wurde in der Weise vorgenommen, daß ich an den Tagen, an welchen ich vermuten durfte, daß Junge zum Auskriechen bereit sein würden, die Eier ausgrub und untersuchte, um sie, wenn ich mich überzeugt hatte, daß ihre Schale noch unverletzt war, in derselben Lage, in der sie sich vorher befunden hatten, wieder einzugraben. Dabei entdeckte ich nun eines Tages ein Ei, welches rechts seitlich von dem (wie später konstatiert werden konnte) kranialen Eipole eine kleine Öffnung besaß, durch die das junge Tier zwei Zehen seiner rechten vorderen Extremität herausstreckte. Dieses Ei wurde nun separiert wieder eingegraben und nach einigen Stunden wieder angesehen, wobei sich ergab, daß die Öffnung so weit vergrößert war, daß das Tier nun seine rechte vordere Extremität zum größeren Teile durch dieselbe herausrecken konnte. Am nächsten Morgen fand ich dann auch an der linken Seite des Eies eine kleine Öffnung, die bis zum Nachmittag wieder so weit vergrößert war, daß die betreffende Extremität vorgestreckt werden konnte. Am folgenden Vormittage endlich wurde die zwischen den beiden Öffnungen befindliche Brücke der Schale mit Hilfe des Kopfes durchbrochen, wobei die Eischwiele jedenfalls recht gute Dienste leisten mochte. Und nach einigen weiteren Stunden hatte das junge Tier das Ei verlassen und sich durch die dünne, das Ei bedeckende Erdschichte hindurchgegraben. Bei weiteren sieben Eiern habe ich dieselben Beobachtungen machen können und dabei festgestellt, daß von dem Augenblicke, in welchem die eine Extremität die erste Öffnung in die Eischale gebrochen hatte, bis zu dem Zeitpunkte, in welchem das

junge Tier das Ei verläßt, etwa zwei Tage vergehen. Aus zwei Eiern habe ich die Embryonen herausgenommen und fixiert, noch bevor sie sich ganz befreit hatten. Bei dem einen — der betreffende Embryo ist in Fig. 12 auf Taf 1 abgebildet — war die Eischale eben erst durch die Krallen der rechten vorderen Extremität eröffnet worden, bei dem anderen hatte auch schon die linke Extremität die Eischale durchbrochen. Diese beiden Embryonen wurden vor allem fixiert, um den Grad der Aufnahme des Dottersackes in die Leibeshöhle in dem betreffenden Zeitpunkte festzustellen. Interessant ist nun, daß in 9 von den 10 untersuchten Fällen es stets die rechte vordere Extremität war, die die Eischale zuerst durchbrach und nur in einem Falle die linke. Im Zusammenhalt mit der schon früher mitgeteilten Beobachtung, daß es in zwei Fällen auch wieder die rechte vordere Extremität war, welche als erste die Embryonalhüllen eröffnet hatte, darf wohl angenommen werden, daß bei dem Prozesse der Eröffnung der Embryonalhüllen und dem Perforieren der Eischale in der Regel die rechte vordere Extremität bevorzugt wird. Die Eischwiele aber spielt bei dem Durchbrechen der Eischale sicherlich nur eine sekundäre und, wie mir scheinen will, etwas untergeordnete Rolle.

Innsbruck, im Februar 1907.

Verzeichnis der benützten Literatur.

1. Agassiz L. Embryology of the Turtle. Contributions in the natural history of the U. S. Vol. 2, 1857.
2. Bersch C. Die Rückbildung des Dottersackes bei *Lacerta agilis.* Anatomische Hefte, Bd. 2, 1893.
3. Gardiner E. G. Beiträge zur Kenntnis der Bildung des Epitrichiums und die Bildung des Vogelschnabels. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 24, 1885.
4. Giacomini E. Contributo alla migliore conoscenza degli annessi fetali nei rettili. Nota prev. Monitore zoolog. ital., Anno 2, 1892.
5. Derselbe. Contribution à la connaissance des annexes foetales chez les Reptiles. Note prev. Arch. ital. de Biologie, T. 18, 1893.
6. Derselbe. Contributo alla migliore conoscenza degli fetali annessi nei rettili. 2. Nota prev. Monitore zoolog. ital., Anno 2, 1892.
7. Derselbe. Nuovo contributo alla migliore conoscenza degli annessi fetali nei rettili. Recezione del sacco vitellino e dell' allantoide nella cavità addominale. Monitore zoolog. ital., Anno 4, 1893.
8. Derselbe. Sul meccanismo di recezione del sacco vitellino nella cavità addominale degli uccelli paragonato a quello dei rettili. Monitore zoolog. ital., Anno 4, 1893.
9. Derselbe. Sui resti del sacco vitellino nelle testuggini. Monitore zoolog. ital., Anno 14, 1903.
10. Mayer. Zähne im Oberschnabel bei Vögeln, Krokodilen und Schildkröten. Froriep's Notizen, Bd. 20, 1841.
11. Mehnert E. Untersuchungen über die Entwicklung des Beckengürtels der *Emys lutaria taurica.* Morpholog. Jahrb., Bd. 16, 1890.
12. Derselbe. Über Entwickl., Bau und Funktion des Amnions und Amnionganges nach Untersuchungen an *Emys lutarica taurica* (Marsilii). Morpholog. Arbeiten, Bd. 4, 1894.
13. Miram. Beiträge zur Naturgeschichte der Sumpfschildkröte *Emys europaea.* Bull. de la Soc. imp. des Naturalistes de Moscou, Année 1857, T. I.
14. Mitsukuri K. On the foetal membrans of *Chelonia.* Journ. of the College of Science, Imp. Univ. Japan, Vol. 4, 1890.
15. Müller J. Über eine eigentümliche Bewaffnung des Zwischenkiefers der reifen Embryonen der Schlangen und Eidechsen. Müller's Archiv, 1841.
16. Rathke H. Die Entwicklungsgeschichte der Schildkröten. Braunschweig 1848.
17. Röse C. Über die Zahnleiste und Eischwiele der Sauropsiden. Anatomischer Anzeiger, Bd. 7, 1892.
18. Sluiter C. Ph. Über den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien. Morpholog. Jahrb., Bd. 20, 1893.

19. Strahl H. Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechse. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 45, 1885.

20. Derselbe. Über Dottersackreste bei Reptilien. Anat. Hefte, Bd. 3, 1894.

21. Virchow H. Der Dottersack des Huhnes. Internat. Beiträge zur wissensch. Medizin, Bd. 1, 1891, Festschrift f. R. Virchow.

22. Derselbe. Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 53, Suppl., 1892.

23. Voeltzkow A. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocodilus madacascariensis* (Grand.). Abh. d. Senkenberg. naturf. Ges., Bd. 26, 1899.

24. Derselbe. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 4. Keimblätter, Dottersack und erste Anlage des Blutes und der Gefäße *Crocodilus madacascar.ensis* (Grand.). Abh. d. Senkenberg. nat. Ges., Bd. 26, 1901.

25. Yarell W. On the small horny appendage to the upper mandible in very young chickens. Zoolog. Journal, 1826.



Tafel I.

Tafel I.

Fig. 1. Reifer Embryo von *Emys* vor dem Abstreifen der Embryonalhüllen. Dorsalansicht.

Fig. 2. Derselbe Embryo. Ventral-ansicht.

Fig. 3. *Emys*-Embryo, bei dem die rechte vordere Extremität die Embryonalhüllen bereits durchbrochen hat. Ventralansicht.

Fig. 4. Derselbe Embryo in der Ansicht von der rechten Seite.

Fig. 5. *Emys*-Embryo, dessen Kopf und Vorderextremitäten von den Embryonalhüllen bereits befreit sind. Dorsalansicht.

Fig. 6. Derselbe Embryo. Ventralansicht.

Fig. 7. Derselbe Embryo in der Ansicht von der rechten Seite.

Fig. 8. *Emys*-Embryo, bei dem nur noch die hinteren Extremitäten und der Schwanz in den Embryonalhüllen stecken. Rechte Seitenansicht.

Fig. 9. *Emys*-Embryo, der seine Embryonalhüllen bereits vollständig abgestreift hat. Rechte Seitenansicht.

Fig. 10. *Emys*-Embryo, dessen Embryonalhüllen sich vollständig an den Dottersack angelegt haben.

Fig. 11. Derselbe Embryo in der Ansicht von vorne.

Fig. 12. Ventralansicht eines *Emys*-Embryos, bei welchem der Dottersack größtenteils in die Leibeshöhle aufgenommen ist. (Zwei Tage vor dem Ausschlüpfen.)

Fig. 13. Ventralansicht einer jungen *Emys*, welche das Ei eben verlassen hat.

Fig. 14. Dorsalansicht des Kopfes mit der Eischwiele einer neugeborenen *Emys*. Vergr. zweifach.

Fig. 15. Derselbe Kopf in der Ansicht von der Seite. Vergr. zweifach.

Fig. 16. Seitenansicht des Kopfes eines nahezu reifen Embryos von *Testudo graeca*. Vergr. zweifach.





Tafel II.

Tafel II.

Fig. 17. Medianer Sagittalschnitt durch die Anlage der Eischwiele eines *Emys*-Embryos von 4·2 *mm* Kopflänge, 5·7 *mm* größter Länge und 3·0 *mm* größter Breite des Rückenschildes. Vergr. 200fach.
Ep. = Epitrichium, St. m. = Stratum mucosum.

Fig. 18. Medianer Sagittaldurchschnitt durch die Eischwielenanlage eines *Emys*-Embryos von 5·12 *mm* Kopflänge, 5·87 *mm* größter Länge und 3·75 *mm* größter Breite des Rückenschildes. Vergr. 200fach.
E. S. = Eischwiele. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 17.

Fig. 19. Medianer Sagittalschnitt durch die Eischwielenanlage eines *Emys*-Embryos von 6·1 *mm* Kopflänge, 8·55 *mm* größter Länge und 6·85 *mm* größter Breite des Rückenschildes. Vergr. 133fach.
Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 17 und 18.

Fig. 20. Medianer Sagittalschnitt durch den vordersten Abschnitt des Kopfes und die Eischwiele einer neugeborenen *Emys*. Vergr 50fach. H. B. = Hornbelag des Oberkiefers.

Fig. 21. Querschnitt durch die eine Hälfte des Bauchschildes eines Embryos von 20 *mm* größter Länge des Rückenschildes. Vergr. 24fach. B. S. = Bauchschild. All. = Allantois. N. H. = Nabelhaut. N. Ö. = Nabelöffnung.

Fig. 22. Schema, die Verhältnisse der Embryonalhüllen eines nahezu reifen Embryos von *Emys* darstellend. Blau: Dottersack, Roth: Allantois, Gelb: Amnion, seröse Haut und sero-amniotische Verbindung.

Fig. 23. Schema, die Verhältnisse der Embryonalhüllen des Embryos der Fig. 5—7 auf Taf. I darstellend. Farben wie in Fig. 22.

Fig. 24. Schema, die Verhältnisse der Hülle des Dottersackes des Embryos der Fig. 10 und 11 darstellend. Farben wie in Fig. 22.









BEITRÄGE

ZUR

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER EUROPÄISCHEN SUMPFSCHILDKRÖTE (EMYS LUTARIA MARSILI)

UNTERSUCHUNGEN, AUSGEFÜHRT MIT UNTERSTÜTZUNG DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN WIEN, AUS DEM LEGATE WEDL.

2. DIE ERSTEN ENTWICKLUNGSSTADIEN DER LUNGEN UND DIE BILDUNG DER SOGENANNTEN NEBENGEKRÖSE

VON

F. HOCHSTETTER,
K. M. AKAD. IN INNSBRUCK.

Mit 4 Tafeln und 28 Textfiguren.

BESONDERS ABGEDRUCKT AUS DEM LXXXIV. BANDE DER DENKSCHRIFTEN DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN KLASSE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

WIEN 1908.

AUS DER KAISERLICH-KÖNIGLICHEN HOF- UND STAATSDRUCKEREI.

IN KOMMISSION BEI ALFRED HÖLDER.
K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTSBUCHHÄNDLER.
BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.



BEITRÄGE

ZUR

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER EUROPÄISCHEN SUMPFSCHILDKRÖTE (EMYS LUTARIA MARSILI)

UNTERSUCHUNGEN, AUSGEFÜHRT MIT UNTERSTÜTZUNG DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN WIEN, AUS DEM LEGATE WEDL.

2. DIE ERSTEN ENTWICKLUNGSSTADIEN DER LUNGEN UND DIE BILDUNG DER SOGENANNTEN NEBENGEKRÖSE

VON

F. HOCHSTETTER,

K. M. AKAD. IN INNSBRUCK.

Mit 4 Tafeln und 28 Textfiguren.

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 23. JÄNNER 1908.

Einleitung.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über die Entwicklung der Scheidewand zwischen Pericardial- und Pleuroperitonealhöhle bei den Embryonen von *Emys*, sah ich mich genötigt, um bestimmte topographische Verhältnisse sicherstellen zu können, des genaueren der Entstehungsweise der sogenannten Nebengekröse, sowie der Art ihres Wachstumes nachzugehen und festzustellen, in welcher Beziehung sie zu den Lungen stehen, die wir in etwas vorgeschritteneren Entwicklungsstadien in ihnen gelegen finden.

Wenn ich mich nun entschlossen habe, das was ich dabei fand, in einer besonderen Abhandlung zu veröffentlichen, so hat dies seinen Grund vor allem darin, daß die Tatsachen, die ich im Folgenden mitteilen will, vielfach in gar keinem Zusammenhange mit dem Thema einer in Kürze folgenden, die Entwicklung des Septum pericardiaco pleuroperitoneale von *Emys* behandelnden Abhandlung stehen. Aber auch noch ein anderer Grund bestimmte mich zu einer getrennten Veröffentlichung.

Im Jahre 1904 hat nämlich I. Bromann eine besonders umfangreiche, auch die ganze Literatur des Gegenstandes auf das eingehendste berücksichtigende Abhandlung über »die Entwicklungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Rezeßbildungen bei den Wirbeltieren« veröffentlicht, in der er unter anderem auch die Entstehungsgeschichte der lateralwärts von den sogenannten Nebengekrösen begrenzten Peritonealbuchten bei den Reptilien behandelt. Nun führten mich aber meine an Embryonen von *Emys, Lacerta, Tropidonotus* und *Anguis* gemachten Beobachtungen vielfach zu Schlußfolgerungen, die mit den von Bromann gezogenen nicht in Einklang zu bringen sind und dies zwingt mich, meine Befunde etwas ausführlicher zu schildern, als dies sonst notwendig gewesen wäre.

Bromann hat für die hier in Betracht kommenden Peritonealbuchten folgende Namen eingeführt. Er bezeichnet die zwischen dem Darme und dem die linke Lunge beherbergenden Nebengekröse befindliche Bucht als Recessus pneumato-entericus sinister, während er die zwischen Darm und rechtem Nebengekröse gelegene Bucht in ihrem kranialen Abschnitte, so weit sie in Beziehung zur rechten Lunge steht, Recessus pneumato-entericus dexter, kaudal von der rechten Lunge aber Recessus hepato mesenterico entericus nennt. Bei den Reptilien soll nun nach Bromann, so wie bei allen anderen Vertebratenformen, die eine solche Bucht besitzen, der Recessus pneumato-entericus sinister durch eine Einstülpung von der Peritonealhöhle aus entstehen und so die linke Lunge vom Darme isolieren, während sich der Recessus pneumato-entericus dexter, wenigstens bei der großen Mehrzahl der Formen, durch Ausstülpung respektive Kranialwärtsverlängerung einer schon vorher gebildeten Peritonealbucht, dem sogenannten Recessus hepato-mesenterico-entericus bilden und dabei in ähnlicher Weise wie die gleichnamige Bucht der linken Seite die Lunge vom Darme isolieren soll. Über die Entstehung des Recessus hepato-mesenterico-entericus der Reptilien macht jedoch Bromann keine bestimmteren Angaben. Er hebt nur insbesondere für die Schildkröten (vergl. p. 468) hervor, daß bei seiner Bildung zwei schon vorher entstandene Buchten, der sogenannte Recessus hepato-entericus, und der Recessus mesenterico-entericus, miteinander vereinigt werden, ohne sich aber darüber auszusprechen, wie etwa diese Vereinigung erfolge. Auch über die Art und Weise wie bei den Reptilien die beiden zuletzt genannten Buchten entstehen, macht Bromann keine Angaben.

Dagegen hat sich dieser Autor über die Bildung des Recessus pneumato-entericus dexter sowie des Recessus mesenterico-entericus und hepato-entericus bei menschlichen Embryonen ziemlich ausführlich geäußert. Er sagt (p. 200) über dieselben Folgendes: »Ehe noch die mesodermale Lungenanlage sich von dem Vorderdarme abgetrennt hat, markieren sich die mesodermalen Lungenanlagen als laterale Ausbuchtungen des Mesenteriums, welche caudalwärts durch zwei Recesse, die Recessus pneumato-enterici abgegrenzt werden. In einem etwas späteren Stadium dringen diese Rezesse sowohl kranialwärts, wie auch ventral und dorsal aktiv hervor und isolieren so die mesodermalen Lungenanlagen von der kranialen Hälfte der inzwischen deutlich gewordenen Magenanlage.« »Der rechte Recessus pneumato-entericus verlängert sich kranialwärts bis zur Höhe der Bifurkationsstelle der entodermalen Lungenanlage.« »Der Recessus mesenterico-entericus entsteht fast gleichzeitig mit den Recessus pneumato-enterici an der rechten Seite des Mesenteriums. Etwas später bildet sich auf derselben Höhe und Seite eine ventromedialwärts hervordringende Tasche, der Recessus hepato-entericus.« »Der Recessus mesenterico-entericus dringt dorsalwärts von dem Vorderdarme nach links vor und isoliert eine Partie des dorsalen Mesenterium von der kaudalen Hälfte des Magens und von dem kranialsten Teile des Duodenum. An der rechten ventralen Seite werden dieselben Teile des Vorderdarmes durch den Recessus hepato-entericus von der Leber isoliert. Diese beiden Rezesse bilden zusammen eine Tasche (Recessus hepato-mesenterico-entericus), welche eine kaudale Fortsetzung des Recessus pneumato-entericus bildet.« Ich will zu diesen Angaben Bromanns nur bemerken, daß sie sich auf die Ergebnisse der Untersuchung dreier Embryonen von 3·4, 3·0 und 5·0 *mm* größte Länge, sowie auf die Angaben beziehen, die Swaen (10) über einen menschlichen Embryo von 3·8 *mm* größter Länge gemacht hat und hinzufügen, daß Bromann auf p. 183 ausdrücklich hervorhebt, »daß das beweislich aktive Hervordringen der Rezesse sehr früh (schon bei 3—5 *mm* langen Embryonen)« »aufhört.« »Die späteren Veränderungen der vereinigten

Recesse können alle durch die Verschiebungen und das Wachstum ihrer Wände erklärt werden.« Ich gebe auch gerne zu, daß die Befunde, die Bromann über das Verhalten der Recessus pneumato-enterici bei seinen drei jüngsten menschlichen Embryonen mitgetheilt hat, in seinem Sinne gedeutet werden können. Ob sie aber unbedingt so gedeutet werden müssen, will ich vorläufig dahingestellt sein lassen.

Rücksichtlich seiner Beobachtungen an Säugerembryonen teilt Bromann keinerlei Tatsachen mit, die zu dem Schlusse zwingen würden, daß die sogenannten Recessus pneumato-enterici durch Einstülpung entstanden wären. Doch scheint er einen solchen Entwicklungsmodus trotzdem anzunehmen, oder doch für wahrscheinlich zu halten, wenn er p. 422 sagt:« es gebührt Stoß das Verdienst, darauf zuerst aufmerksam gemacht zu haben, daß die Recesse durch aktive Einstülpung des Endothels entstehen können.« Aber auch die Befunde welche, Stoß (9) an Embryonen des Schafes und des Kaninchens erhoben und beschrieben hat, zwingen durchaus nicht zu dem Schlusse, daß die Recessus pneumato-enterici durch einen Einstülpungsvorgang entstehen müssen, sie legen nur den Gedanken an eine solche Möglichkeit nahe. Auch über die uns hier interessierenden Peritonealbuchten von Vogelembryonen hat Bromann keine Angaben gemacht, die eine Aufklärung über ihre Entstehung bringen würden.

Ich selbst hatte mir über die Bildung dieser Buchten bei verschiedenen Vertebraten seiner Zeit (5) eine andere Meinung gebildet, als später Stoß und Bromann und ihre Entstehung nur als eine Folgeerscheinung der Bildung der sogenannten Nebengekröse betrachtet. Allerdings muß ich bekennen, daß ich die Richtigkeit meiner Meinung an der Hand des mir damals vorliegenden Tatsachenmateriales nicht mit voller Sicherheit hätte beweisen können, da mir von keiner Form wirklich lückenlose Entwicklungsreihen zur Verfügung standen. Auch ist eine Meinung, wie sie von Stoß vertreten wurde und wie sie jetzt wieder von Bromann vertreten wird, durchaus nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, da ja mit voller Sicherheit nachgewiesen werden kann, daß auch in späteren Entwicklungsstadien ein Vordringen des Leibeshöhlenspaltes an verschiedenen Stellen platz greift. Ich erinnere in dieser Beziehung nur an die Abschnürung der Leber vom Zwerchfelle. Es wäre daher auch bei der Bildung unserer Peritonealbuchten ein solches Vordringen des die Leibeshöhle auskleidenden Epithels recht gut denkbar.

Ich habe aus diesem Grunde auch neuerlich meine inzwischen stark vermehrte Sammlung von Schnittserien durch Kaninchenembryonen einem gründlichen Studium unterzogen, um über die Frage, ob die von den Nebengekrösen begrenzten Peritonealbuchten durch Einstülpung entstehen oder nicht, ins Klare zu kommen. Ich konnte jedoch dabei, obwohl die Zahl der untersuchten Serien nicht gerade klein war, zu einem bestimmten Resultate nicht kommen, weil dazu wegen der Variabilität der Verhältnisse eine noch viel größere Zahl von Embryonen hätte untersucht werden müssen. Allerdings kam ich aber bei diesem Studium auch zu der Überzeugung, daß es recht schwierig sein würde, sich an Säugerembryonen ein ganz sicheres Urteil über die vorliegende Frage zu bilden. Dies hat seinen Grund vor allem darin, daß die Beurteilung der Verhältnisse bei Embryonen aus der kritischen Zeit dadurch erschwert wird, daß schon, wenn die erste Anlage des rechten Nebengekröses in Form der von Bromann sogenannten Plica mesogastrica sichtbar wird (ich habe dabei die Verhältnisse bei Kaninchenembryonen mit 23 Urwirbeln im Auge), in der in Betracht kommenden Gegend die Bildung jenes Bindegewebslagers beginnt, welches sich zwischen Splanchnopleura und Darmwand einschiebt. Und je mächtiger dieses Bindegewebslager wird, desto schwieriger fällt die Beurteilung der Verhältnisse, weil in den Prozess der Bildung der Nebengekröse der der Bildung der sogenannten mesodermalen Lungenanlage unmittelbar hineinspielt. Das eine glaube ich jedoch mit Sicherheit sagen zu können, daß bei Kaninchenembryonen die erste Anlage des rechten Nebengekröses so wie bei den Reptilien in Form einer wulstförmigen Splanchnopleurafalte auftritt (Kaninchenembryonen mit 21 und 23 Urwirbeln), die Bromanns Plica mesogastrica entspricht und daß die Entstehung dieser Falte schwerlich auf die Bildung einer Peritonealbucht zurückzuführen sein wird.

Viel günstiger für die Beurteilung scheinen mir da die Verhältnisse bei den Embryonen gewisser Reptilien, wie zum Beispiel bei denen von *Emys* oder *Lacerta* zu liegen, bei denen das rechte Nebengekröse zu einer Zeit entsteht, in welcher an den in Betracht kommenden Stellen zwischen Splanchno-

pleura und entodermaler Darmwand entweder gar keine, oder doch nur ganz vereinzelte Bindegewebszellen gefunden werden und in der die Lungen noch nicht angelegt sind.

Bromann hat nun freilich auch eine größere Zahl von Reptilienembryonen untersucht, aber doch lag ihm von keiner Form eine auch nur einigermaßen geschlossene Reihe von Entwicklungsstadien aus der kritischen Zeit, das heißt aus der Zeit des Entstehens der Nebengekröse und der ersten Anlage der Lungen vor und nach den wenigen Entwicklungsstadien, die er von jeder einzelnen Form untersucht hat und die für die uns interessierenden Fragen in Betracht kommen können, war er insbesondere bezüglich der Bildung der Recessus pneumato-enterici, wie ich glaube, nicht berechtigt, die Schlußfolgerungen zu ziehen, die er tatsächlich gezogen hat.

Ich werde nun im Nachfolgenden zunächst an der Hand der bei Emysembryonen erhobenen Befunde zu entscheiden versuchen, ob die Entstehung der Nebengekröse die Bildung der von ihnen lateral begrenzten Buchten bedingt, oder ob die Annahme richtig ist, daß diese Buchten durch aktive Einstülpungen der Peritonealkavität, respektive ihrer epithelialen Auskleidung entstehen. Da nun Bromann angibt, daß sich die Recessus pneumato-enterici gewissermaßen bilden um die Lungen von der Darmwand zu isolieren und daß der Recessus pneumato-entericus dexter durch eine kraniale Ausstülpung aus dem Recessus hepato-mesenterico-entericus entstehe, so wird vor allem festzustellen sein, wie die Lungen bei *Emys* auftreten und in welcher Beziehung sie bei ihrem ersten Auftreten zu den schon vorhandenen oder sich bildenden Peritonealrecessus stehen.

Ich werde bei dieser Feststellung etwas ausführlicher sein müssen, weil über die erste Anlage der Lungen bei Reptilien noch keine eingehendere Darstellung vorliegt. Zwar hat Schmalhausen (8) eine Anzahl früher Entwicklungsstadien der Lunge von *Tropitonotus* vollkommen richtig beschrieben. Aber wie ich später zeigen werde, lagen ihm die frühesten Entwicklungsstadien nicht vor und so kam er dazu die erste Anlage der Lungen in einer Weise zu schildern, die nach meiner Erfahrung nicht ganz zutrifft.

Er sagt mit Rücksicht auf das jüngste von ihm untersuchte Stadium p. 513 Folgendes: »Die Atmungsorgane der Ringelnatter entstehen aus einer rinnenförmigen Ausbuchtung an der ventralen Wand des Entodermrohres auf der Stelle, die ungefähr der Übergangsstelle des Schlunddarmes in die Speiseröhre entspricht. Diese Pulmonalrinne ist breiter als der entsprechende Teil des Darmes, von welchem sie entspringt, weshalb der Querschnitt des Darmes in diesem Stadium birnförmig ist. Kranialwärts fließt sie allmählich mit dem Pharynx zusammen, indem die zwei seitlichen Leisten (Fig. 3, p. 1), welche die Sonderung von dem Darme verursachen, immer flacher werden; kaudalwärts endet sie plötzlich, etwa senkrecht zum Darme abfallend (Fig. 3). Das hintere Ende der Pulmonalrinne schwillt etwa kolbenförmig auf und an den Seiten entstehen zwei kleine Ausstülpungen — die Anlagen der Lungen selbst. Die entsprechenden Stadien sind bei mir auf den Rekonstruktionen Fig. 3[1] und 4[2] dargestellt.« Die Beschreibung Schmalhausens ist nun sicherlich vollkommen zutreffend, nur betrifft sie nicht das jüngste Stadium der Lungenentwicklung, sondern eines, bei welchem bereits die beiden Lungensäcke angelegt sind. Wenn aber gesagt wird, daß sich die Lungen aus einer rinnenförmigen Ausbuchtung des Schlunddarmes entwickeln, so müßte diese Rinne in einem Stadium demonstriert werden, in dem noch keine Lungenausbuchtungen vorhanden sind.

Im selben Jahre hat dann Hesser (4) eine sehr verdienstvolle Untersuchung über die Reptilienlunge veröffentlicht, in der er auch bezüglich ihrer ersten Anlage sagt, daß man zu der Annahme berechtigt sei, »daß die erste Anlage der Trachea und der Bronchien bei Chrysemys (und wahrscheinlich bei allen höheren Reptilien) in Form einer vom Vorderdarme unmittelbar hinter der letzten Kiementasche ausstehenden, von den Seiten abgeplatteten Falte auftritt.

---

[1] Seitenansicht.

[2] Ventralansicht.

Der kaudale Teil der Falte erweitert sich in seiner ventralen Hälfte, wird allmählich in kaudokranialer Richtung abgeschnürt und gibt den Ursprung zur Trachea und den Bronchien.« Diese Annahme zu machen, war jedoch Hesser nicht berechtigt, denn schon bei dem jüngsten von ihm untersuchten *Anguis*embryo war die Lungenanlage in ihrer Entwicklung viel zu weit vorgeschritten. Sie zeigte ungefähr dieselben Verhältnisse wie die von mir in Fig. 11 auf Taf. I abgebildete Lunge.

Dagegen entnehme ich aus den Angaben, welche Peter (7) in seiner Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse macht, daß dieser Autor die ersten Stadien der Lungenanlage bei *Lacerta agilis* gesehen hat. Allerdings liefert er keine Beschreibung der Verhältnisse des Schlunddarmes der in Betracht kommenden Entwicklungsstadien und es wird deshalb nach dem, was er angibt, auch niemand der die erste Anlage der Lungen eines Reptils noch nicht kennt, ein zutreffendes Bild von der Form des Schlunddarmes aus der Zeit unmittelbar vor dem Auftreten der eigentlichen Lungenausstülpungen bekommen.

So sagt er zum Beispiel für das Stadium 80: »keine Lungenanlage, Darmquerschnitt daselbst dreieckig«. Und ähnlich lautet seine Angabe für das Stadium 82. Dagegen heißt es bei Stadium 83: »erste Andeutung von Lungenausstülpung«, und bei Stadium 84: »Lungenbläschen in Form von ventraler Verbreiterung des Darmes«. Ob Peter seine Befunde richtig gedeutet hat, geht aus diesen Angaben nicht hervor, sicher aber ist, daß er nirgends von einer Lungenrinne des Schlunddarmes spricht, daß er also wohl erkannt hat, daß bei *Lacerta agilis,* was ich, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, bestätigen kann, vor dem Auftreten von Lungenausstülpungen eine Lungenrinne, wie sie bei Säugetierembryonen beschrieben wurde, nicht zur Anlage kommt.

Die ersten Entwicklungsstadien der Lunge von Emys.

Ich wende mich nun den Verhältnissen der Lungenanlage zu, wie ich sie bei *Emys*embryonen gefunden habe. Zur Untersuchung wurde eine große Zahl von Embryonen (etwa 30) aus den kritischen Stadien verwendet. Dieselben wurden aus bestimmten Gründen so geschnitten, daß der Schlunddarm in der Gegend der Lungenanlage möglichst genau quer getroffen wurde. Zur Kontrolle bestimmter Verhältnisse habe ich aber auch eine Reihe von Sagittalschnittserien angefertigt. Aus den gewonnenen Schnittserien habe ich die besten ausgewählt und nach ihnen Plattenmodelle hergestellt, die in den Fig. 1—8 auf Tafel I abgebildet wurden.

Über die Form des Schlunddarmquerschnittes in der Gegend, in welcher später die Lungenanlage auftritt, orientieren die Fig. 28, 29 und 33 auf Tafel III. Das entodermale Darmrohr liegt der hier lediglich aus dem Endocardhäutchen gebildeten Wand des Sinus venosus unmittelbar an und wird seitlich von der aus hohen zylindrischen Zellen gebildeten Splanchnopleura der Ductus pleuro-pericardiaci bedeckt. Aus dem Verbande der Splanchnopleura ausgetretene embryonale Bindegewebszellen finden sich in dem Spaltraume zwischen der ersteren und der Darmwand nur ganz vereinzelt vor. Dagegen drängen sich dorsal vom Darmrohre, aus der Gegend ventral von der Aorta embryonale Bindegewebszellen zwischen die beiden Splanchnopleuraplatten ein. Ich will übrigens hier gleich bemerken, daß die Form des Darmquerschnittes bei gleichaltrigen Embryonen durchaus nicht immer die gleiche Form zeigt.

Wie ein Vergleich der Fig. 28—31 und 33—35 auf Taf. III ergibt, ändert sich die Form des Darmquerschnittes ziemlich rasch. Aber wenn auch die Fig. 33—35 diese Änderung besonders deutlich erkennen lassen, so kann doch in diesem Entwicklungsstadium von einer plötzlichen Verengerung des Darmrohres in der in Betracht kommenden Gegend unmittelbar kaudal von der Stelle, an der später die Anlage der Lungen gefunden wird, kaum gesprochen werden.

Wesentlich anders liegen schon die Dinge bei dem Embryo, dessen Schlunddarm in Fig. 1 auf Tafel I nach einem Plattenmodelle wiedergegeben ist. Hier zeigt das Darmrohr am Übergange des Schlunddarmes in den folgenden Darmabschnitt eine ziemlich unvermittelt auftretende Verjüngung. Unmittelbar kranial von dieser Verjüngung erscheint das Darmrohr, wie nebenstehende Fig. 1 zeigt, in dorsoventraler Richtung etwas abgeplattet. Doch verschwindet weiter kranial diese Abplattung rasch wieder und es erweitert sich das Darmrohr gegen die Schlundspaltenregion ganz allmählich, wobei sein dorsoventraler Durchmesser besonders stark zunimmt. Dabei zeigt ein Durchschnitt unmittelbar kaudal von der letzten Schlundbucht (vergl. nachstehende Fig. 2) die Gestalt eines Viereckes mit abgestumpften Ecken. Zwischen entodermalem Schlunddarmrohr und Splanchnopleura findet sich nun auch schon bis nahe an die kaudale Grenze des ersteren ausgebreitet eine Lage von Bindegewebszellen [1] vor, die wohl mindestens zum Teile durch aus dem Verbande der Splanchnopleura ausgetretene Zellen gebildet wird. Von einer Lungenanlage kann man auch in diesem Entwicklungsstadium noch nicht sprechen, obwohl man allerdings beim Vergleiche mit etwas weiter entwickelten Embryonen ganz genau anzugeben vermag, an welcher Stelle sich die beiden Lungenausbuchtungen entwickeln werden.

---

[1] Im Bereiche des Schnittes der Fig. 1, der den kaudalen Teil des Schlunddarmes trifft, sind allerdings nur erst einzelne derartige Zellen zu sehen.

Wesentlich anders liegen in dieser Beziehung bereits die Verhältnisse bei dem Embryo, dessen Schlunddarmmodell in Fig. 2 auf Tafel I wiedergegeben ist. Hier erkennt man, wie die Schlunddarmwand unmittelbar kranial von der Verjüngung des Darmrohres, welche die kaudale Grenze des Schlunddarmes

Fig. 1. Fig. 2.



Fig. 1. Querschnitt durch den Schlunddarm eines *Emys*embryos von 1·44 *mm* Kopflänge in der Höhe der späteren Lungenanlage geführt.

Vergr. 150fach.

Buchstabenerklärung:

A = Aorta. *S. D.* = Schlunddarm.

Fig. 2. Durchschnitt durch den Schlunddarm eines Emysembryos von 1·44 *mm* Kopflänge unmittelbar kaudal von der letzten Schlundbucht geführt.

(Vergr. 150fach.)

markiert, jederseits seitlich etwas ausladet. Und diese seitlichen Ausladungen sind, wie die Untersuchung der folgenden Stadien lehrt, die Anlagen der beiden Lungen. Dabei fällt jetzt schon auf, daß die linke

Fig. 3.



Querschnitt durch den Schlunddarm eines Emysembryos von 1·48 *mm* Kopflänge in der Gegend der Lungenanlage geführt.

(Vergr. 150fach.)

Buchstabenerklärung:

A. = Aorta. *S. D.* = Schlunddarm. *r. L. A.* = rechte Lungenanlage. *l. L. A.* = linke Lungenanlage.

Ausladung um etwas weniges stärker ausgebildet ist als die rechte. Obenstehende Fig. 3 zeigt einen Querschnitt durch den Schlunddarm in der Gegend dieser beiden Ausladungen, an dem man auch wieder die Abplattung des Darmrohres in dorsoventraler Richtung feststellen kann. Wie ein Vergleich der Textfiguren 1 und 3 lehrt, sind jetzt bereits die beiden den Schlunddarm bekleidenden Splanchnopleuralamellen in voller Auflösung begriffen, welcher Prozess zur Bildung des das Entodermrohr des Schlunddarmes umhüllenden Zellgewebslagers führt.

Weiter kranial nimmt dann die Abplattung des Schlunddarmes rasch ab und in der Gegend unmittelbar kaudal von dem Schlundbuchtengebiete zeigt der Durchschnitt durch das Entodermrohr wieder eine ähnliche Gestalt, wie sie für das vorhergehende Stadium (vergl. Textfig. 2) beschrieben wurde. Bei einfachem Studium der Schnittserie würde man in diesem Stadium die Lungenausbuchtungen leicht übersehen, da sich die Verbreiterung des Schlunddarmes gegen die beiden Lungenausladungen so allmählich vollzieht, daß man nur, wenn man nachmißt, die Verbreiterung konstatieren kann.

Sehr viel klarer treten die beiden Lungenausladungen in dem nächsten Stadium hervor, dessen Schlunddarmmodell in Fig. 3 auf Taf. I abgebildet ist. Und dieses Stadium war es auch, an dem ich zuerst erkannte, daß bei *Emys* die Anlage der Lungen eine paarige sei und daß bei dieser Form von der Bildung einer ventralen Pulmonalrinne des Schlunddarmes nicht gesprochen werden könne. Der Schlunddarm ist in diesem Stadium in der Gegend der Lungenanlage nicht mehr so stark abgeplattet als früher, das heißt er erscheint hier (vergl. nebenstehende Fig. 4) in dorsoventraler Richtung etwas erweitert. An

Fig. 4.

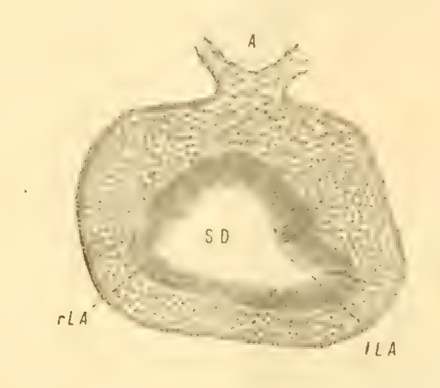


Fig. 4. Querschnitt durch den Schlunddarm eines Emysembryos von 1·48 *mm* Kopflänge in der Gegend der Lungenanlagen geführt. (Vergr. 150fach.)

Buchstabenerklärung:

A. = Aorta. *S. D.* = Schlunddarm. *r. L. A.* = rechte Lungenanlage. *l. L. A.* = linke Lungenanlage.

den Lungenausstülpungen, die den ventralen Abschnitten der lateralen Wand des Schlunddarmes angehören, tritt die bestehende Asymmetrie noch sehr viel deutlicher hervor als früher. Die linke Lungenausbuchtung ist sehr viel stärker ausgebildet als die rechte. Kranial von den Lungenausbuchtungen nimmt der Querschnitt des Schlunddarmes allmählich Dreiecksform an (vergl. Fig. 3 auf Taf. I), so daß also an seiner ventralen Wand eine in der Gegend der letzten Schlundbucht beginnende Rinne besteht, die sich kaudalwärts allmählich abflacht und nicht bis in das Gebiet der Lungenausbuchtungen herabreicht. Diese Rinne kann, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, als Trachealrinne bezeichnet werden.

Auch in dem nächsten Stadium (Fig. 4 auf Taf. I) zeigt diese Rinne noch ähnliche Verhältnisse. Dagegen hat sich die Lungenanlage wesentlich verändert. Der in untenstehender Fig 5 abgebildete Querschnitt durch die Gegend der Lungenanlagen zeigt vor allem, daß sich der Schlunddarm hier in dorsoventraler Richtung beträchtlich erweitert hat und daß die beiden Lungenausladungen, von denen die linke auch wieder mächtiger ist als die rechte, dem ventralsten Teile seiner lateralen Wand angehören. Auch lehrt die Betrachtung des Modelles (Fig. 4 auf Taf. I), daß die beiden Lungenausbuchtungen nicht mehr unabhängig von einander sind, sondern, indem sich die Schlunddarmwand zwischen ihnen etwas vorgebuchtet hat, durch einen Querwulst dieser Wand miteinander in Verbindung gesetzt werden, dem im Inneren eine seichte Querrinne entspricht. Dabei hat die linke Lungenausbuchtung bereits begonnen in kaudaler Richtung auszuwachsen.

Mit der eben beschriebenen Querwulstbildung setzt nun der Prozeß ein, der zur Abschnürung der Lungenanlagen vom Schlunddarme und zur Bildung der Trachea führt. Dies zeigt das nächste Stadium,

dessen Lungenmodell in Fig. 5 auf Taf. I abgebildet ist. Die beiden Lungenausstülpungen sind noch mächtiger geworden und die linke mächtigere hat sich in kaudaler Richtung weiter verlängert, während die rechte schwächere noch ziemlich rein lateralwärts sieht. Die Querverbindung zwischen den beiden Lungenanlagen, ich will sie in der Folge,[1] da aus ihr die Bifurkationsstelle der Trachea entsteht, Bifurkationswulst respektive Bifurkationsrinne nennen, hat sich aus der ventralen Schlunddarmwand noch weiter herausgehoben und ist gegen den unmittelbar kaudal von ihr gelegenen Darmrohrabschnitt durch eine Furche abgegrenzt, die dorsal von den beiden Lungenausbuchtungen jederseits bogenförmig in eine an der Seitenwand des Schlunddarmes hinaufziehende seichte Rinne übergeht. Dabei hat der Querschnitt des Schlunddarmes kranial von den Lungenanlagen eine Form angenommen, wie sie untenstehende Fig. 6 zeigt. Das heißt, man kann jetzt an ihm eine dorsale von einer ventralen Abteilung unterscheiden,

Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 5. Querschnitt durch den Schlunddarm eines Emysembryos von 1·6 *mm* Kopflänge in der Gegend der Lungenanlage geführt. (Vergr. 150fach.)

Querschnitt durch den Schlunddarm eines Emysembryos von 1·82 *mm* Kopflänge kranial von der Lungenanlage geführt. (Vergr. 150fach.)

Buchstabenerklärung:

A. = Aorta. *S. D.* = Schlunddarm. *r. L. A.* = rechte Lungenanlage. *l. L. A.* = linke Lungenanlage.

in welch letztere die Trachealrinne übergeht. Damit ist am Schlunddarme die Sonderung in den dorsal gelegenen Ösophagus und die ventral gelegene Trachea angebahnt.

Ein folgendes Stadium (Fig. 6 auf Taf. I) zeigt abgesehen von einer geringen Weiterentwicklung der Lungen und ihrer Querverbindung ganz ähnliche Verhältnisse. Nur fallen an dem Modelle die wesentlich bedeutenderen Dimensionen auf. Und doch handelte es sich in dem Falle nicht um einen Embryo, der, was seine Körpergröße betraf, gleichaltrige überragt hätte. So war zum Beispiel gegenüber dem Embryo der Fig. 5 keine Größenzunahme zu konstatieren.

Sehr viel weiter entwickelt zeigen sich die Lungen an dem in Fig. 7 auf Taf. I wiedergegebenen Modell. Vor allem ist jetzt die rechte Lungenausstülpung stark ausgewachsen und hat an Länge die linke beinahe schon erreicht. Kranial von den beiden Lungen zeigt der Schlunddarm noch immer ähnliche Verhältnisse wie in den Stadien der Fig. 5 und 6, nur hat sein Kaliber zugenommen und sind die rinnenförmigen Einbuchtungen seiner Seitenwände etwas tiefer geworden. Es ist also der ventrale Schlunddarmraum, in den die beiden Lungenräume münden, von dem dorsalen Raume auch in der unmittelbaren Nachbarschaft der Lungen noch nicht gesondert.

In der Folge wächst die rechte Lunge sehr viel rascher als die linke und übertrifft sie bald an Länge (vergl. Fig. 8 auf Taf. I). Ich habe dabei den Eindruck, daß die linke Lunge eine kurze Zeit hindurch im Wachstume stehen bleibt oder doch nur sehr wenig weiterwächst, ein Umstand, auf den ich bei Besprechung der Entwicklung des linken Nebengekröses noch zurückkommen werde. In dem Stadium der Fig. 8 hat nun der Prozeß der Bildung der Trachea bereits gewisse Fortschritte gemacht, indem sich

[1] Dieser Ausdruck wurde zuerst von Greil (3) für die entsprechende Bildung der Anuren gebraucht.

die den Bifurkationswulst abgrenzende Rinne wesentlich vertieft hat und auch ihre kranialen Ausläufer tiefer geworden sind. Es ist also jetzt schon der Teil der Trachea, der als Bifurkationsstelle bezeichnet werden könnte, vom Oesophagus vollständig gesondert. Mit dem weiteren Auswachsen der Lungen macht nun auch der Prozeß der Abschnürung der Trachea vom Oesophagus weitere Fortschritte. Es hätte jedoch keinen Zweck, diesen Prozess hier eingehender zu schildern, da er sich in wesentlich ähnlicher Weise abzuspielen scheint wie bei Säugerembryonen. Außerdem hat Hesser (4) den Nachweis geliefert daß die Trachea bei Schildkrötenembryonen tatsächlich einem am Schlunddarme in kaudokranialer Richtung fortschreitenden Abschnürungsprozesse ihre Entstehung verdankt.

Fasse ich nun kurz das über die erste Anlage der Lungen von *Emys* gesagte zusammen, so ergibt sich, daß dieselbe eine paarige ist und daß in dieser Beziehung ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie von Greil (2, 3) für die Embryonen der *Anuren* und *Urodelen* festgestellt wurden. Aber auch die weitere Entwicklung der Lunge, die Art und Weise, wie die beiden Lungenanlagen miteinander in Verbindung treten und wie sich die Bifurkationsstelle der Trachea vom Schlunddarme abschnürt, erinnert lebhaft an die von Greil geschilderten analogen Vorgänge bei den *Anuren*.

Sehr interessant ist die eigentümliche Assymetrie der beiden Lungenausbuchtungen in frühen Entwickelungsstadien, die den späteren Verhältnissen nicht entspricht, indem die Anlage der linken Lunge in ihrer Entwicklung der der rechten zunächst vorauseilt. Dieses Verhalten scheint übrigens nicht nur für *Emys* charakteristisch zu sein, denn Hesser hat ein frühes Stadium der Lungenentwicklung von *Chrysemys*[1] abgebildet und beschrieben, welches ebenfalls eine stärkere Ausbildung der linken Lunge erkennen läßt, während in späteren Entwickelungsstadien auch bei dieser Form die rechte Lunge der linken im Wachstume vorauseilt.

Naturgemäß drängte sich mir sofort die Frage auf, ob nur bei *Emys* die Lungenanlage eine paarige sei und ob sich nicht auch für die Embryonen anderer Reptilien ähnliche Verhältnisse wie bei *Emys* feststellen ließen. Von *Lacerta* und von Schlangenembryonen lagen mir nun leider nur einige Entwickelungsstadien vor, die für die Lösung dieser Frage in Betracht kommen konnten. Dagegen ergab die Untersuchung einer größeren Zahl von *Anguis*embryonen ziemlich klare Resultate, über die ich im nachfolgenden berichten will. Bei dem jüngsten *Anguis*embryo (Kopflänge 1·2 *mm*), bei dem ich die erste Andeutung einer Lungenanlage nachweisen konnte, zeigt der kaudal vom Schlundbuchtengebiete gelegene Abschnitt des Schlunddarmes Verhältnisse, wie sie die Fig. 9 auf Taf. I wiedergibt. An der Stelle, von welcher später die Lungenausstülpungen ausgehen, zeigt der sich im allgemeinen kaudalwärts verjüngende Schlunddarm eine leichte Erweiterung, deren Querschnitt, wie nachstehende Fig. 7 zeigt, annähernd hufeisenförmig

Fig. 7.

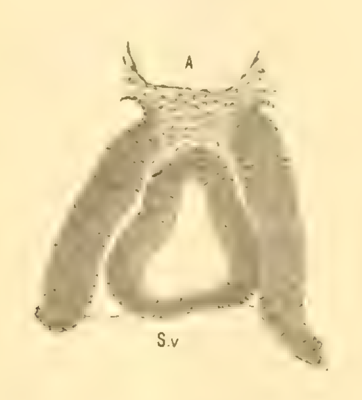


Querschnitt durch den Lungendarm eines Embryos von *Anguis fragilis* von 1·22 *mm* Kopflänge.
(Vergr. 150 fach.)
Buchstabenerklärung:
A. = Aorta. *S. v.* = Sinus venosus.

[1] Es ist offenbar derselbe Embryo, den auch Bromann untersucht hat (Embryo 2) p. 459.

erscheint. Die ventrale Wand dieser Erweiterung, der das Endocardhäutchen des Sinus venosus innig anliegt und die etwas dünner ist als die übrige Schlunddarmwand, ist gegen das Lumen des Schlunddarmes leicht eingebuchtet, so daß zwischen seiner lateralen und seiner ventralen Wand jederseits eine rinnenförmige Ausladung erscheint, die nach der Untersuchung weiterentwickelter Stadien entschieden als Lungenanlage anzusprechen ist. Weiter kranial (vergl. Fig. 9 auf Taf. I) tritt dann an der ventralen Wand des Schlunddarmes eine ganz schwach ausgeprägte kielförmige Ausladung auf, an deren Stelle sich später die Trachealrinne entwickelt. Bei einem etwas älteren Embryo (Kopflänge 1·32 *mm*) erscheint diese kielförmige Ausladung sehr scharf ausgeprägt (vergl. Fig. 10 auf Taf. I) und übergeht kaudalwärts unmittelbar in eine ventrale buckelförmige Ausladung des Schlunddarmes, die der Lungenanlage entspricht. Nun ist aber in diesem Falle der Schlunddarm ziemlich stark von der Seite her komprimiert und da bei einem anderen nur wenig älteren Embryo von dieser kielförmigen Ausladung überhaupt nichts wahrzunehmen ist, so darf ich wohl annehmen, daß in dem Falle der Fig. 10 ein durch äußere Einflüsse bei der Fixierung des Embryos bedingtes Verhalten vorliegt. Die Lungenanlage erscheint, wie schon erwähnt, in diesem Falle in Form eines jederseits seitlich ausladenden Buckels der ventralen Schlunddarmwand, kaudal von dem sich das Darmrohr rasch verjüngt. Auf dem Querschnitte (vergl. nachstehende Fig. 8) zeigt der Schlund-

Fig. 8.



Querschnitt durch die Lungenanlage eines *Anguis*embryos von 1·32 *mm* Kopflänge.
(Vergr. 150fach.)

Buchstabenerklärung:
A. = Aorta. *S. v.* = Sinus venosus.

darm in dieser Gegend eine typische Birnform. Seine ventrale Wand ist dabei dünner als seine Seitenwandungen und liegt wie früher dem Endokardhäutchen des Sinus venosus unmittelbar an.

Ungefähr auf derselben Höhe der Entwickelung wie das eben beschriebene Stadium von *Anguis* dürfte die Lungenanlage von *Tropidonotus* stehen, die Schmalhausen (8.) als jüngste beschrieben hat. Untersucht man aber noch etwas jüngere *Tropidonotus*embryonen, so erkennt man, daß auch bei dieser Form vorerst ähnliche Verhältnisse der Lungenanlage vorliegen wie bei dem jüngsten *Anguis*-Embryo, dessen Lungenanlage ich in Fig. 8 auf Taf. I abgebildet habe. Fig. 16 und 17 auf Taf. II zeigt den in Betracht kommenden Schlunddarmabschnitt eines *Tropidonotus*-Embryos von 1·3 *mm* Kopflänge in der Ventralansicht und in der Ansicht von der Seite und besonders der Vergleich der Fig. 9 und 13 zeigt, daß bei beiden Formen eine recht weitgehende Übereinstimmung der Verhältnisse besteht.

Ein weiteres Modell eines Schlunddarmes mit Lungenanlage von *Anguis* ist in Fig. 11 auf Taf. I wiedergegeben. An ihm treten jetzt schon sehr deutlich die beiden Lungenausbuchtungen hervor. Allerdings ist nur erst ihr kaudalster Teil blindsackförmig und man erkennt noch deutlich die ursprüngliche Rinnenform der Ausstülpung. Einen Querschnitt durch den Schlunddarm in der Gegend der Lungenanlage

zeigt untenstehende Fig. 9. Ich habe diese Figur hauptsächlich deshalb gebracht, weil an ihr die Beziehung der Lungenanlage zum Endokardhäutchen des Sinus venosus besonders klar zu ersehen ist. Auch ergibt ein Vergleich der Textgfig. 7, 8 und 9 aufs klarste, daß sich die Lungenausstülpung des Stadiums der Fig. 11 auf Taf. I aus der rinneförmigen Ausladung des Schlunddarmes des Stadiums der Fig. 9 auf Taf. I entwickelt haben muß.

Aufmerksam machen möchte ich noch darauf, daß die Schlunddarmwand des Stadiums der Fig. 10 vergl. Textfig. 8) in der Gegend der Lungenanlage im allgemeinen dicker erscheint als die des Stadiums der Fig. 11 (vergl. Textfig. 9).

Dies gilt insbesondere für die ventrale Wand, die dicker erscheint (vergl. Textfig. 8) als bei dem nächst jüngeren (vergl. Textfig. 7) und dem nächst älteren Embryo (vergl. Textfig. 9). Nun spricht auch die Untersuchung etwas älterer Embryonen dafür, daß die Schlunddarmwand in der Gegend der Lungen-

Fig. 9.



Querschnitt durch die Lungenanlage eines *Anguis*embryo von 1·52 *mm* Kopflänge.
(Vergr. 150fach.)
Buchstabenerklärung:
A. = Aorta. *S. v.* = Sinus venosus.

anlage nicht einmal dicker wird und sich dann gleich wieder verdünnt, sondern ich bin der Meinung, daß es sich in dem Falle der Textfig. 8 um eine Dickenzunahme der Wand handelt, die wie die seitlich komprimierte Form des Schlunddarmes durch äußere Verhältnisse bei der Fixierung des Embryos bedingt war.

Daß die ventrale Wand des Schlunddarmes in diesem Falle dicker erscheint, mag auch darauf zurückzuführen sein, daß der Sinus venosus nicht so prall gefüllt war, wie bei den anderen untersuchten Embryonen. Hervorheben möchte ich ferner noch, daß in dem Stadium der Fig. 11 von der Anlage einer Trachealrinne nichts zu sehen ist, was mich, wie ich schon früher angegeben habe, in der Meinung bestärkt, daß die als Trachealrinne imponierende kielförmige Ausladung des Stadiums der Fig. 10 als eine durch seitliche Kompression während der Fixierung bedingte Erscheinung zu betrachten ist.

Dagegen ist in dem nächstfolgenden Stadium (vergl. Fig. 12 und 13 auf Taf. I) eine von der Gegend der Schlundbuchten herabziehende Rinne sicherlich bereits wohlausgebildet und als Trachealrinne zu deuten, und dies um so mehr, als der Querschnitt des unmittelbar kranial von den Lungenausstülpungen befindlichen Abschnittes des Schlunddarmes leicht birnförmig erscheint, also an seiner Seitenwand bereits jederseits eine leichte rinnenförmige Einbuchtung nachzuweisen ist, die einen ventralen Trachealraum des Schlunddarmes von einem dorsalen Oesophagusraum unvollkommen sondert. Interessant ist dieses Entwicklungsstadium deshalb, weil ihm eine kaudale Abgrenzung der Lungenanlage gegen den auf diese Anlage folgenden Darmabschnitt in Form einer an der Ventralseite befindlichen Querfurche, wie sie in den Stadien der Fig. 12 und 13 schon deutlich hervortrat, vollständig fehlt (vergl. Fig. 12 und 13 auf Taf. I), und sich die Erweiterung des Schlunddarmes, aus der die Lungenauslagungen ventrolateralwärts hervorragen, noch eine kurze Strecke weit über diese Ausladungen hinaus kaudalwärts ausdehnt

(vergl. Fig. 13). Dabei erweist sich die ventrale Schlunddarmwand zwischen den beiden Lungenausladungen, wie untenstehende Fig. 10 zeigt, im Vergleiche mit dem vorhergehenden Stadium (vergl. Textfig. 9) wesentlich verdickt. Auch lehrt uns Textfig. 10, daß sich nun der Sinus venosus von der Lungenanlage abzuschnüren beginnt und wie sich zwischen Splanchnopleuraüberzug der dorsolateralen Wandpartien des Schlunddarmes und der dorsalen Wandungen der Lungenausstülpungen Bindegewebszellen in großer Menge eingeschoben haben.

Die Fig. 14 und 15 auf Taf. II zeigen zwei weitere Entwicklungsstadien der Lunge von *Anguis*, bei denen der Prozeß der Abschnürung der Lungenanlage und der Trachea vom Schlunddarme in vollem Gange ist, ein Prozeß, der sich bei *Anguis* in ganz ähnlicher Weise abspielt wie bei *Emys*. In Fig. 14, die ein ähnliches Stadium wiedergibt, wie es auch Hesser (4) abgebildet hat, sind die beiden Lungensäcke

Fig. 10.



Querschnitt durch die Lungenanlage eines *Anguis*embryos von 1·54 *mm* Kopflänge.
(Vergr. 150 fach.)

Buchstabenerklärung:
A. = Aorta. S. v. = Sinus venosus.

noch nahezu gleich groß und beinahe symmetrisch gelagert, während in dem Stadium der Fig. 15 der rechte Lungensack bereits wesentlich länger ist als der linke.

Aus dem eben mitgeteilten geht also auf das klarste hervor, daß sowohl bei *Anguis* als auch bei *Tropidonotus* die erste Anlage der Lungen eine paarige ist, daß sie aber bei diesen beiden Formen nicht wie bei *Emys* gleich von Anbeginn als paarige sackartige Ausbuchtung erscheint, sondern daß sie hier die Form von zwei an der Grenze zwischen laleraler und ventraler Schlunddarmwand befindlicher Rinnen hat, deren kaudaler Teil sich erst allmählich sackartig ausbuchtet, während sich in der Regel gleichzeitig an dem zwischen diesen Ausbuchtungen befindlichen Teile der Schlunddarmwand, so wie bei *Emys*-Embryonen, wenn auch vielleicht etwas früher als dort, eine rinnenförmige Querverbindung zwischen den beiden Lungenaussackungen, die Bifurkationsrinne bildet.

Nicht viel anders als bei *Anguis* dürften sich nach dem, was ich bei den Embryonen von *Lacerta agilis* gesehen habe, die ersten Stadien der Lungenentwicklung bei dieser Form verhalten. Nur hat der Querschnitt des Schlunddarmes in der Gegend der Lungenanlage nicht Hufeisenform, wie bei *Anguis* sondern erscheint, wie Fig. 36 auf Taf. III zeigt und wie Peter (7) richtig angegeben hat, dreieckig. Kranial von der Stelle der Lungenanlage zeigt dagegen der Schlunddarm einen mehr rundlichen Querschnitt und ist sehr wesentlich weiter. Es verjüngt sich also bei *Lacerta* der Schlunddarm in diesem Entwickelungsstadium kaudalwärts ganz allmählich und nimmt in der Gegend der Lungenanlage eine dreikantige Gestalt an. Unmittelbar kaudal von dieser dreikantigen Partie verjüngt sich dann das Darmrohr ungemein rasch. Die Lungenanlage ist also auch bei *Lacerta* paarig und erscheint in Form von zwei kurzen symmetrischen Rinnen zwischen der ventralen und den seitlichen Wänden des kaudalen Schlunddarmabschnittes dort, wo derselbe dem Sinus venosus anliegt.

Entsprechend den kaudalen Enden dieser Lungenrinnen buchten sich dann in der Folge die beiden Lungenaussackungen vor, wie dies zum Beispiel Fig. 37 auf Taf. III zeigt und ich besitze Serien durch Embryonen von *Lacerta agilis* und *viridis*, deren Lungenanlagen nicht viel anders aussehen, wie die in Fig. 11 auf Taf. I abgebildete eines Embryos von *Anguis fragilis*.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß bei den untersuchten Reptilienformen die Lungenanlage eine paarige ist und von der Entstehung einer unpaaren Lungenrinne, die der Bildung von paarigen Lungenausstülpungen vorausgehen würde, nicht gesprochen werden kann. Vergleicht man aber die erste Anlage der Lungen von *Emys*-Embryonen mit der der Embryonen von *Anguis*, *Lacerta* und *Tropidonotus*, so wird man sagen müssen, daß sicherlich bei *Emys*embryonen insoferne primitivere Verhältnisse vorliegen, als bei ihnen die Lungenanlagen als paarige Ausbuchtungen der seitlichen Schlunddarmwand auftreten, während bei den anderen untersuchten Reptilienformen die erste Anlage der Lungen, die sogenannten Lungenrinnen, schon von vornherein mehr der ventralen Wand des Schlunddarmes angehören, indem sie zwischen dieser und den Seitenwandungen auftreten.

Die Bildung der sogenannten Nebengekröse.

Bevor nun die Beziehungen geschildert werden können, die sich zwischen den auswachsenden Lungensäcken und den Nebengekrösen herstellen, soll auf die Art, wie die letzteren entstehen, näher eingegangen werden. Bromann hat wie schon erwähnt nur eine sehr beschränkte Zahl von *Emys* und *Chrysemys*-Embryonen untersuchen können und die einzelnen Stadien, die ihm zur Verfügung standen, lagen so weit auseinander, daß er über die erste Entstehung der Nebengekröse und der von ihnen begrenzten Buchten eigentlich nicht viel aussagen konnte. Ich ziehe es deshalb vor, zunächst die Tatsachen ausführlich zu schildern, die ich bei den Embryonen von *Emys* selbst ermittelt habe und dann erst auf Bromanns Angaben und Schlußfolgerungen einzugehen, wobei ich nicht verabsäumen werde, auch die Befunde mitzuteilen, die die Untersuchung der Entwicklung der Nebengekröse von *Lacerta*, *Anguis* und gewisser Schlangen ergeben hat. Denn die Schlußfolgerungen, die Bromann zieht, beziehen sich zum Teile auch auf die Resultate von an diesen Formen vorgenommenen Untersuchungen.

Warum ich dabei nicht von der Bildung von Mesenterialrezessen, sondern von der Bildung der Nebengekröse spreche, wird aus dem folgenden hervorgehen.

Die erste Anlage des rechten Nebengekröses tritt bei *Emys*-Embryonen in Form einer einfachen, zuerst ganz niedrigen, leistenförmig gegen die Leibeshöhle zu vorspringenden Falte der Splanchnopleura auf. Ich will nun bei meiner Schilderung von den Verhältnissen eines Embryos ausgehen, bei dem diese Falte schon eine gewisse Mächtigkeit erlangt hat. Es handelt sich um einen Embryo von 1·0 *mm* Kopfänge, von dem die in den Fig. 28—31 auf Taf. III abgebildeten Querschnitte herrühren. An zwei der Figuren (30 und 31) tritt uns die Falte (Bromann hat sie *Plica mesogastrica* genannt), die ich in der Folge als rechte Nebengekrösfalte bezeichnen will, entgegen und wir erkennen, daß es sich tatsächlich um eine einfache Splanchnopleurafalte handelt, die beinahe rein lateralwärts gerichtet ist. Die Falte hat bei unserem Embryo schon eine ganz erhebliche Länge, indem sie über 28 Schnitte von 0.01 *mm* Dicke verfolgt werden kann. Folgen wir ihr in kaudokranialer Richtung, so sehen wir sie sich etwas kranial von der Gegend der späteren dorsalen Pankreasanlage an der rechten Lamelle des noch aus einer einfachen Splanchnopleuraduplikatur bestehenden dorsalen Darmgekröses allmählich erheben und zunächst ein Stück weit dorsal von der Darmrinne (vergl. Fig. 32) kranialwärts verlaufen. Dann schiebt sie sich in der Gegend der vorderen Darmpforte allmählich ventralwärts vor, bis sie schließlich in der Höhe des in Fig. 31 abgebildeten die Leberanlage treffenden Schnittes, etwa in der Mitte der rechten Seitenwand des Darmes gefunden wird. Hier verstreicht sie dann kranialwärts ganz allmählich. Doch erscheint in ihrer kranialen Fortsetzung der Coelomepithelüberzug der seitlichen Darmwand (vergl. Fig. 30 auf Taf. III) etwas dicker als auf der linken Seite an korrespondierender Stelle. Betrachten wir die Falte an den in

Fig. 31 und 32 abgebildeten Schnitten etwas genauer, so sehen wir, daß an ihrer Ventralseite, zwischen ihr und dem Splanchnopleuraüberzuge der Darmwand eine überaus seichte kaum angedeutete Rinne erkennbar ist, die zweifellos der Bildung entspricht, welche Bromann als Recessus mesenterico-entericus bezeichnet hat. Die Falte selbst läßt erkennen, daß das Epithel, aus dem sie gebildet ist, an ihrer Kuppe niedriger erscheint, wie im Bereiche ihrer beiden Lamellen und wie dort, wo diese Lamellen in die benachbarte Splanchnopleura umbiegen, die letztere aus noch höheren Zellen besteht, wie in der Nachbarschaft und sowohl dorsal als ventral von dem spitzwinkeligen Lumen der Falte (dem Faltenmunde) keilförmig vorspringt (Faltenlippen), wobei an manchen Schnitten der Winkel der ventralen Faltenlippe etwas spitzer erscheint als der der dorsalen. Es ist nun die Frage, wie sich diese Falte bildet.

Ich habe mir viel Mühe gegeben, diese Frage ihrer Beantwortung zuzuführen, muß aber sagen, daß ich sie mit Bestimmtheit nicht zu beantworten vermag. Es lagen mir im ganzen noch sieben Schnittserien durch Embryonen vor, die etwas jünger waren wie der, von dem die Schnitte der Fig. 28 bis 32 auf Taf. III herrühren und bei denen die Falte, wenn auch bei einzelnen kaum eben erst angedeutet, schon nachweisbar war. Von der Leberanlage war bei ihnen entweder noch gar nichts nachzuweisen, oder aber die Stelle ihrer Anlage war durch eine Verdickung der Entodermplatte markiert. Dabei hatte die Abschnürung des Darmes vom Sinus venosus noch nicht begonnen und die kraniale Wand der vorderen Darmpforte schloß unmittelbar an die kaudalen Schenkel des Herzschlauches an. Auch waren die beiden Splanchnopleuralamellen, die später, indem sie aneinander heranrücken, um das dorsale Gekröse zu bilden. noch ziemlich weit voneinander entfernt. Fig. 47 auf Taf. IV zeigt uns nun einen Durchschnitt durch die Darmrinne mit ihrem Splanchnopleuraüberzuge und einem Stücke der benachbarten Aortenwand eines solchen Embryos, bei dem die Anlage der Nebengekrösfalte schon recht deutlich zu sehen war. Diese Falte sitzt hier der rechten Wand der Darmrinne auf und läßt sich über eine längere Strecke hin verfolgen. Dabei verstreicht sie sowohl kaudalwärts als kranialwärts, erstreckt sich aber in der letzteren Richtung noch eine Strecke weit auf die Seitenwand des schon geschlossenen Darmrohres. Die Betrachtung eines Durchschnittes durch die Falte ergibt, daß auch in so frühen Stadien schon das Epithel ihrer Kuppe etwas niedriger ist als das ihrer beiden Abhänge. Dabei ist der dem Entoderm zugewendete Faltenmund weit offen und die beiden Faltenlippen, die sich kaun voneinander unterscheiden, noch ganz niedrig und abgerundet. Das Epithel des ventralen Faltenabhanges erscheint dabei etwas höher als das der dorsalen.

Ganz ähnliche Bilder zeigen die Durchschnitte durch die Falte auch an anderen Stellen. Welcher Art die Wachstumsvorgänge in der Splanchnopleura sind, die zur Erhebung der Falte führen, habe ich nicht ergründen können, denn in Teilung begriffene Zellen fand ich in meinen Präparaten an den verschiedensten Stellen, sowohl in der Nachbarschaft der Falte als in ihren beiden Abhängen, ja auch auf ihrer Kuppe vor. Bei keinem der untersuchten Embryonen aber war ihre Zahl eine erheblich große und vor allem fanden sie sich bei keinem Embryo an bestimmten Stellen in größerer Zahl vor als an anderen, woraus hätte geschlossen werden können, daß bestimmte Partien der Splanchnopleura stärker wachsen würden als andere. Ob man aber berechtigt wäre, aus der größeren Höhe des Epithels an bestimmten Stellen ohne weiteres auf ein regeres Wachstum der betreffenden Zonen der Splanchnopleura zu schließen, scheint mir zum mindesten etwas zweifelhaft. Nur das eine wird glaube ich schwerlich jemand behaupten wollen, wenn er Bilder wie das in Fig. 47 auf Taf. IV abgebildete gesehen hat, daß die erste Anlage der Nebengekrösfalte bei *Emys* durch eine von der Leibeshöhle aus vorgreifende Buchtbildung erfolge.

Daß der kaudale Abschnitt der Faltenanlage, wenn sich das dorsale Darmgekröse zu bilden beginnt und der Grund der Darmrinne von der Aortenwand abrückt, scheinbar von der Wand der ersteren auf die rechte Lamelle des Gekröses hinaufrückt, ist aus einem Vergleiche der Fig. 47 auf Taf. IV und der Fig. 32 auf Taf. III zu ersehen. Freilich vermag ich auch in diesem Falle nur die Tatsache der Erscheinung festzustellen, nicht aber genauer anzugeben, wie sich der Vorgang im einzelnen abspielt. Hervorheben möchte ich nur, daß ich den Eindruck erhalten habe, als würde im Anfange, bei der Bildung des dorsalen Gekröses, die Darmrinne zwischen den an der Ventralseite der Aorta gegeneinander vorrückenden Splanchnopleura-

lamellen ventralwärts etwas herausgeschoben werden, wodurch die Stelle, an welcher die Faltenanlage sitzt, in das Niveau der dorsalen Wand der Darmrinne und später noch über dasselbe hinaus dorsalwärts zu liegen kommen würde.

Wie nun aber entsteht aus der rechten Nebengekrösfalte das sogenannte Nebengekröse, das heißt jene Gekröseplatte, die später das dorsale Darmgekröse mit der Wand des Sinus venosus und der Leber in Verbindung setzt? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir zunächst neben dem Schnitte der Fig. 31 auch noch weiter kranial gelegene Schnitte durch denselben Embryo einer genaueren Untersuchung unterziehen. Vor allem möchte ich darauf aufmerksam machen, daß die Leibeshöhle in der Gegend der Leberanlage (Fig. 31) und unmittelbar kranial von ihr (Fig. 30) gegen das von einer Splanchnopleuraduplikatur gebildete ventrale Magengekröse zu jederseits eine rinnenförmige Ausladung (S. h. e.) zeigt, die linkerseits kaum angedeutet, rechterseits ziemlich tief vorgreift. Die tiefe rinnenförmige Ausladung der rechten Leibeshöhlenhälfte entspricht dem, was Bromann als Recessus hepato-entericus bezeichnet. Ich werde sie in der Folge Sulcus hepato-entericus dexter nennen. Sie ist so wie die der Gegenseite vorhanden, sobald sich der Sinus venosus und die Leberanlage in der in Betracht kommenden Gegend vom Darme abgeschnürt hat, ein Abschnürungsprozeß, der bekanntermaßen zur Bildung des ventralen Darmgekröses zwischen Darm und Leber führt. Verfolgt man nun den Sulcus hepato-entericus an unserer Serie kranialwärts, so sieht man, daß er ganz plötzlich zu bestehen aufhört. Ein Querschnitt (Fig. 29 auf Taf. III) 30 μ kranial von dem in Fig. 80 abgebildeten Schnitte läßt von der tiefen Rinne nichts mehr erkennen. Doch findet sich an der Stelle, wo in Fig. 30 diese Rinne noch getroffen wurde, in Fig. 29 eine keilförmige der Splanchnopleura angehörige Zellmasse, die zwischen Darmrohr und Endokardhäutchen des Sinus venosus vorgeschoben ist und die sich nur über zwei Schnitte weit kranialwärts verfolgen läßt, so daß schon 20 μ weiter kranial die ventrale Wand des Darmrohres in breiter Berührung mit der endokardialen Wand des Sinus venosus steht (Fig. 28 auf Taf. IV). Unsere Rinne endigt also unmittelbar kranial von der Querschnittsebene der Fig. 30 und die an ihrer Stelle in Fig. 29 getroffene keilförmige Zellmasse ist nichts anderes, als die durch den Schnitt tangential getroffene, den kranialen Abschluß der Rinne bildende Splanchnopleuraauskleidung Naturgemäß muß ja die Rinne dort endigen, wo das Entodermrohr breit mit der Wand des Sinus venosus in Berührung steht, so daß das kraniale Ende der Rinne dieses Entwicklungsstadiums gewissermaßen den Punkt markiert, an welchem der Abschnürungsprozeß, der zur Bildung des ventralen Gekröses führt und sich in Form eines Vordringens des Koeloms mit seiner epithelialen Auskleidung zwischen Sinus venosus und Leberanlage einer und Darmwand andrerseits manifestiert, eingesetzt hat.

Untersuchen wir nun Querschnitte durch einen nur ganz wenig weiter entwickelten Embryo, wie sie in Fig. 33 bis 35 auf Taf. III wiedergegeben sind, so sehen wir, daß die rechte Nebengekrösfalte jetzt schon in einer Höhe nachweisbar ist (vergl. Fig. 35),[1] die ungefähr der Höhe des dem Schnitte der Fig. 30 vorhergehenden Schnittes entspricht und finden, daß sie gleich auf dem nächstfolgenden Schnitte (Fig. 34) mit der dorsalen Wand des Sinus venosus durch eine Zellmasse in Verbindung steht, die das kraniale Ende des im Schnitte der Fig. 35 seitlich noch weit offenen Sulcus hepato-entericus dexter abschließt und so zu einer kranialwärts blind endigenden Bucht umwandelt Die beiden kranialwärts anschließenden Schnitte habe ich nicht abgebildet, weil sie im wesentlichen dasselbe zeigen, was an dem Schnitte der Fig. 29 zu sehen ist, das heißt im Anschlusse an die oben erwähnte allseitig geschlossene Bucht ihre tangential getroffene kraniale Wand, die im Schnitte als eine keilförmige, solide Ausladung der rechten Splanchnopleura erscheinen muß, die sich zwischen die ventrale Wand des Darmrohres und das Endokardhäutchen des Sinus venosus einschiebt.

Drei Schnitte weiter kranial endlich liegen die Verhältnisse so wie sie die Fig. 33 auf Taf. III zeigt. Von der keilförmigen Zellmasse ist nichts mehr zu sehen und die ventrale Wand des Darmrohres liegt in

[1] Auf eine Erklärung der Verhältnisse, welche die Nebengekrösfalte auf diesem Schnitte zeigt, werde ich später noch eingehen.

ihrer ganzen Breite dem Endokardhäutchen des Sinus venosus an. Das heißt mit anderen Worten, es ist in diesem Entwicklungsstadium die erste Anlage jener Bucht zu sehen, die Bromann als Recessus hepato-mesenterico-entericus bezeichnet.

Wie sind nun die im Vorausgehenden beschriebenen Querschnittsbilder zu deuten? Ich glaube, daß dieselben nur in der Weise gedeutet werden können, daß man sagt: Wenn die rechte Nebengekrösfalte sich weiter entwickelt und dabei kranialwärts verlängert, so muß sie schließlich das durch den Querschnitt der Fig. 29 getroffene Gebiet erreichen und kann nun, indem sie sich weiterbildet, von der lateralen Darmwand aus über den lateralen Teil des im Schnitte der Fig. 29 tangential getroffenen kranialen Wandabschlusses unseres Sulcus hepato-entericus dexter an die Wand des Sinus venosus gelangen, ohne daß man sich etwa vorstellen müßte, daß eine Verwachsung der Nebengekrösfalte mit der Wand des Sinus venosus erfolgen würde. Das heißt, es würde sich derselbe Prozeß, der weiter kaudal zur Bildung der Nebengekrösfalte führt, von dem Splanchnopleuraüberzuge der Darmwand auf den lateralsten Teil der kranialen Abgrenzung des Sulcus hepato-entericus dexter fortsetzen. Dabei muß natürlich die Weiterbildung der Nebengekrösfalte in kranialer Richtung entlang einer flach bogenförmigen Linie erfolgen, die von der seitlichen Darmwand ventralwärts über den kranialen Wandabschluß des Sulcus hepato-entericus dexter gegen den Sinus venosus verläuft, während sich gleichzeitig der First des neugebildeten Teiles der Falte immer mehr kaudalwärts wendet. Dies muß aber wieder zur Folge haben, daß in dem bogenförmigen Abschnitte der Falte die Fortsetzung der ventralen Faltenlippe stärker vorspringt, wie die der dorsalen, die ganz abflacht und so erklärt es sich, daß wir an dem Schnitte der Fig. 35, der die Falte in ihrem bogenförmigen Teile schief durchschneidet, den Durchschnitt durch die ventrale Faltenlippe in Form eines Zellkeiles dorsalwärts vorspringen sehen, während von der dorsalen Lippe nichts wahrzunehmen ist.[1]

Man wird natürlich gegen diese Deutung einwenden können, daß die in Fig. 33 und 34 wiedergegebenen Bilder auch durch die Annahme erklärt werden könnten, daß sich die Nebengekrösfalte kranialwärts weiterbildet und daß, sobald sie die Höhe des kranialen Abschlusses des Sulcus hepato-entericus erreicht hat, von hier aus die Bildung einer kranialwärts gerichteten Bucht erfolgt. Ich glaube aber nach allem, was ich gesehen habe, nicht, daß eine solche Auffassung berechtigt wäre.

Es ist nun allerdings kaum möglich, mit voller Sicherheit nachzuweisen, ob eine Leibeshöhlenbucht, die, wie bei dem eben besprochenen Embryo, erst eine Tiefe von 0·01 *mm* aufweist, durch eine Einstülpung gebildet wird, oder ob sie, wie ich zu zeigen bestrebt war, durch das Auftreten einer sie lateralwärts begrenzenden Falte entsteht, es sei denn, daß man in der günstigen Lage wäre, nachzuweisen, daß in dem Rande der die Bucht begrenzenden Falte eine besonders rege Vermehrung der Zellen erfolgen würde, während in der kranialen Wand der Bucht gar keine oder doch nur eine schwache Zellvermehrung platz griffe. Auch daraufhin habe ich natürlich untersucht und bei drei gleichaltrigen Embryonen, deren rechte Bucht eine Tiefe von 0·01 *mm* aufwies, bei zweien, bei denen in der Splanchnopleura überhaupt nur sehr wenige Kernteilungsfiguren aufzufinden waren, ein absolut negatives Resultat erzielt. Dagegen war es mir möglich, bei dem dritten Embryo in dem Rande des die Bucht begrenzenden Faltenteiles sechs in Teilung begriffene Zellen aufzufinden, während ich in der kranialen Wand der Bucht nur eine Teilungsfigur entdecken konnte.

Nun vertieft sich aber die vom rechten Nebengekröse lateralwärts begrenzte Peritonealbucht, nachdem sie einmal gebildet ist, ungemein rasch und so versuchte ich durch Messung festzustellen, ob sich der Gipfel der Bucht kranialwärts vorschiebt, oder ob die Vertiefung die Folge einer durch aktives

---

[1] Ich habe begreiflicher Weise, um volle Klarheit über den Verlauf und die Beziehungen der Nebengekrösfalte zu gewinnen, die Verhältnisse der beiden Embryonen, von denen die Schnitte der Fig. 28 bis 35 herrühren, auch bei 150facher Vergrößerung modelliert und die beiden Modelle nur deshalb nicht abgebildet, weil ich, um dasselbe zu zeigen, was ich an der Hand der Schnittbilder gezeigt habe, von jedem Modelle mehrere Abbildungen hätte bringen müssen und dabei doch die Schnittbilder nicht hätte entbehren können.

Wachstum bedingten Verlängerung ihrer konkavrandig begrenzten, zunächst noch faltenförmigen lateralen Wand ist, also durch ein Auswachsen des Nebengekröses in kaudaler Richtung erfolgt. Für diese Messungen standen mir eine größere Zahl von Schnittserien durch *Emys*embryonen zur Verfügung. Aus diesen habe ich nur diejenigen benützt, bei denen die Schnittrichtung eine günstige war, das heißt, bei denen der Schlunddarm in der Gegend des noch erhaltenen Restes des Mesocardium posterius ziemlich senkrecht auf seine Längsrichtung getroffen wurde.

Als einigermaßen fixen Punkt für die Messung verwendete ich das kraniale Ende des Mesocardium posterius, wobei ich mir von vornherein darüber klar war, daß seine Längenausdehnung in kranialer Richtung gewissen Variationen unterworfen sein würde. Da mir aber eine genügend große Zahl von Serien zur Verfügung stand, fiel dieser Umstand nicht allzusehr ins Gewicht.

Serien durch Embryonen, bei denen die rechte Bucht eine Tiefe von 0·01 *mm* hatte, lagen mir vier vor. Bei ihnen betrug die Distanz zwischen kranialer Wand des Recessus und kranialem Rande des Mesocardium posterius, ich werde diese Distanz in der Folge als Distanz *A* bezeichnen, 0·07, 0·08, 0·11 und 0·13 *mm*. Embryonen, deren Recessus eine Tiefe von 0·02 *mm* hatte, lagen drei vor. Die Distanz *A* betrug bei ihnen 0·08, 0·13 und 0·13 *mm*. Zwei Embryonen mit einer Recessustiefe von 0·03 *mm* ergaben für die Distanz *A* Werte von 0·08 und 0·10 *mm*. Bei einem Embryo mit einer Recessustiefe von 0·04 *mm* betrug die Distanz *A* 0·13 *mm*. Bei drei Embryonen mit einer Recessustiefe von 0·06 *mm* ergab die Messung der Distanz *A* 0·07, 0·08 und 0·10 *mm*. Bei einem Embryo mit einer Recessustiefe von 0·07 *mm* betrug die Distanz *A* 0·10 *mm*. Zwei Embryonen mit einer Recessustiefe von 0·08 ergaben für die Distanz *A* 0·07 und 0·10 *mm*. Bei einem Objekte mit 0·09 *mm* Rezeßtiefe betrug die Distanz *A* 0·11 *mm*. Bei zwei Embryonen mit 0·10 *mm* Rezeßtiefe war *A* wieder = 0·09 und 0·12 *mm*, bei einem mit 0·11 *mm* Rezeßtiefe war sie 0·07 *mm*, bei einem mit 0·16 *mm* Rezeßtiefe 0·09 und bei einem mit 0·22 *mm* Rezeßtiefe 0·08 *mm*.

Ich glaube, daß die angeführten Zahlen eine genügend klare Sprache führen. Sie zeigen vor allem, daß die Distanz *A* bei Embryonen mit gleichweit entwickeltem rechten Nebengekröse, also gleichtiefer Bucht innerhalb bestimmter Grenzen variiert, was wie ich glaube darauf zurückzuführen ist, daß einmal das Mesocardium posterius nicht immer genau gleichweit kranialwärts reicht und daß auch die Stelle, an welcher sich bei gleichalten Embryonen der Gipfel der Bucht befindet, nicht immer genau gleich gelegen ist. Würde aber die Meinung richtig sein, daß die Bucht die Vermehrung ihrer Längenausdehnung einem kranialwärts erfolgenden Auswachsen verdankt, so müßte die Distanz *A* bei zunehmender Tiefe der Bucht rapid abnehmen, was aber nicht der Fall ist. Denn dieselbe Größe der Distanz *A*, von 0·08 *mm*, die wir bei einem Embryo fanden, dessen rechter Rezessus eine Tiefe von 0.22 *mm* aufwies, fanden wir auch schon bei je einem Embryo, bei dem diese Bucht 0·01, 0·02, 0·03, und 0·06 *mm* Tiefe hatte. Dabei könnte dann allerdings noch eingewendet werden, daß ein vermehrtes Längenwachstum in der betreffenden Region ein annäherndes Gleichbleiben der Distanz *A* bedingen müßte, trotzdem sich der Gipfel der Bucht stetig kranialwärts vorschiebt. Auch mit dieser Frage habe ich mich mit Zuhilfenahme von Sagittalschnittserien beschäftigt, bin aber dabei zu dem Resultate gekommen, daß bei der Vergrößerung und Kranialwärtsverschiebung des Herzens eher eine Reduktion des kranialen Randabschnittes des Mesocardium posterius, respektive eine leichte Verschiebung desselben in kaudaler Richtung statthat.[1] Kurzum ich kann nach sorgfältiger Prüfung der Verhältnisse kein Moment auffinden, welches für die Annahme sprechen würde, daß sich die vom rechten Nebengekröse begrenzte Bucht in kranialer Richtung vorschiebt. Ihre Vergrößerung erfolgt vielmehr, wie ich aus meinen Serien entnehmen zu können glaube, durch ein rapides Auswachsen der rechten Nebengekrösfalte.

---

[1] Sicher ist eine solche Verschiebung, die durch das Wachstum des Herzens und durch die Verlagerung seiner einzelnen Teile bedingt ist, für etwas vorgeschrittenere Entwicklungsstadien nachzuweisen, weshalb ich bei den Messungen nicht über Embryonen von 0·22 *mm* Rezeßtiefe hinausgegangen bin.

Dieses Auswachsen erfolgt in zweierlei Weise. Erstens wird die Nebengekrösfalte immer höher,[1] wobei sie gleichzeitig ganz allmählich ihre Stellung verändert. Während sie nämlich anfänglich fast rein lateralwärts gerichtet ist (vergl. Fig. 31 und 32 auf Taf. IV und Textfig. 11 *a*, *b*) bekommt sie nach und nach eine schiefe Stellung (vergl. Textfig. 12 *b*, *c*, *d*). Das heißt, ihre Kuppe sieht dann nicht mehr blos rein lateral-, sondern zugleich etwas ventralwärts. Dabei beginnt diese Stellungsänderung in dem kranialen Teile der Falte zuerst platz zu greifen und setzt sich dann immer weiter kaudalwärts fort. Bei dieser Stellungsänderung und dem Höherwerden der Falte nähert sich ihr Rand in kraniokaudaler Richtung immer mehr der ihr gegenüberstehenden Fläche der Leber. Dies hat wieder zur Folge, daß der an der Wand des Sinus venosus endigende kaudal gerichtete, schon von vornherein ziemlich kurze Teil des Faltenrandes, der einen kurzen, scharfen, seine Konkavität kaudalwärts richtenden Bogen bildet, immer kürzer wird. Und zweitens rückt gleichzeitig dieser Rand kaudalwärts immer weiter vor, bis er die dorsale Fläche der Leber erreicht. Und dieses Vorschieben hält gleichen Schritt mit dem Höherwerden der Nebengekrösfalte, so daß man den Eindruck erhält, als würde in der Folge der ventralwärts gerichtete Rand der rechten Nebengekrösfalte ganz allmählich in kraniokaudaler Richtung mit der dorsalen Fläche der Leber verwachsen.

An normalen Objekten läßt sich nun freilich schwer entscheiden, ob es sich tatsächlich um eine Verwachsung handelt, oder ob nur der kaudalwärts gerichtete in dorsoventraler Richtung überaus kurze Rand des Nebengekröses kaudalwärts wächst, was ja im Prinzipe auch dazu führen muß, daß die ursprünglich freien, der Leber gegenüberstehenden Teile des Randes der Nebengekrösfalte allmählich mit der Leber in Verbindung treten, was schließlich einer Verwachsung gleich käme. Aber wie gesagt läßt sich dies an einem normalen Objekte kaum mit Sicherheit entscheiden.

Ich besitze jedoch eine Schnittserie durch einen Embryo, dessen Linsensäckchen eben in Abschnürung begriffen war, die direkt zu beweisen scheint, daß eine solche Verwachsung stattfindet. Bei diesem Embryo hatte die vom rechten Nebengekröse begrenzte Peritonealbucht bereits eine Tiefe von 0·17 *mm* und das Nebengekröse zeigte 0·08 *mm* kaudal vom Gipfel der Bucht an seinem ventralen Ansatze eine Öffnung von 0·01 *mm* Durchmesser, die so beschaffen war, daß ich ihr Vorhandensein nur in der Weise zu erklären vermag, daß ich sage, es ist bei diesem Embryo die Verwachsung des ventralen Randes der rechten Nebengekrösfalte mit der dorsalen Fläche der Leber, respektive der dorsalen Wand des Sinus venosus (die Stelle befindet sich nämlich gerade dort, wo an der dorsalen Wand des Sinus venosus die ersten Leberzellen sichtbar werden), an einer kleinen Stelle unterblieben, und hat kaudal von dieser Stelle wieder frisch eingesetzt. Daß es sich an der vorliegenden Serie um eine artifiziell entstandene Öffnung handeln könnte, ist deshalb ausgeschlossen, weil der dorsale vom Nebengekröse begrenzte Rand der Öffnung genau so aussieht, wie der kaudal von der Peritonealbucht noch frei erhaltene Rand der Nebengekrösfalte, das heißt die beiden das Nebengekröse bildenden Epithellamellen gehen an ihm kontinuierlich in einander über und auch das ihm gegenüberstehende Epithel der dorsalen Leberfläche zeigt keinerlei Läsion. Der eben geschilderte Befund scheint also mit großer Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen, daß

---

[1] Ich besitze übrigens Schnittserien durch zwei Embryonen, von denen bei dem einen die von der rechten Nebengekrösfalte begrenzte Bucht eine Tiefe von 0·02, bei dem anderen eine solche von 0·05 *mm* hatte. War nun bei dem jüngeren Embryo, der sonst ganz wohlgebildet war, kaudal von der Bucht die Nebengekrösfalte kaum angedeutet, so fehlte sie bei dem älteren, der auch sonst noch einige Abweichungen vom normalen Verhalten zeigte, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, vollständig. Sie war also bei ihm gerade in dem Gebiete, in welchem sie sonst zuerst angelegt wird, gar nicht zur Ausbildung gekommen. Wahrscheinlich hätten sich bei diesem Embryo in der Folge Verhältnisse entwickelt, wie ich sie bei einem Embryo mit 4·5 *mm* Kopflänge sehe, bei dem sich nur ein ganz kurzes Lig. pulmonale ventrale dextrum vorfand, während sich das an dem Magengekröse haftende Lig. pulmonale dorsale bis über das kaudale Ende der rechten Lunge hinauserstreckte und der Teil des rechten Nebengekröses, der unter normalen Verhältnissen dem selbständig entstehenden Abschnitte der hinteren Hohlvene für seinen Übergang von der hinteren Bauchwand zur Leber dient, gar nicht entwickelt war. Natürlicherweise hatte dieses partielle Fehlen des rechten Nebengekröses zur Folge, daß in dem vorliegenden Falle eine normale hintere Hohlvene nicht gebildet werden konnte.

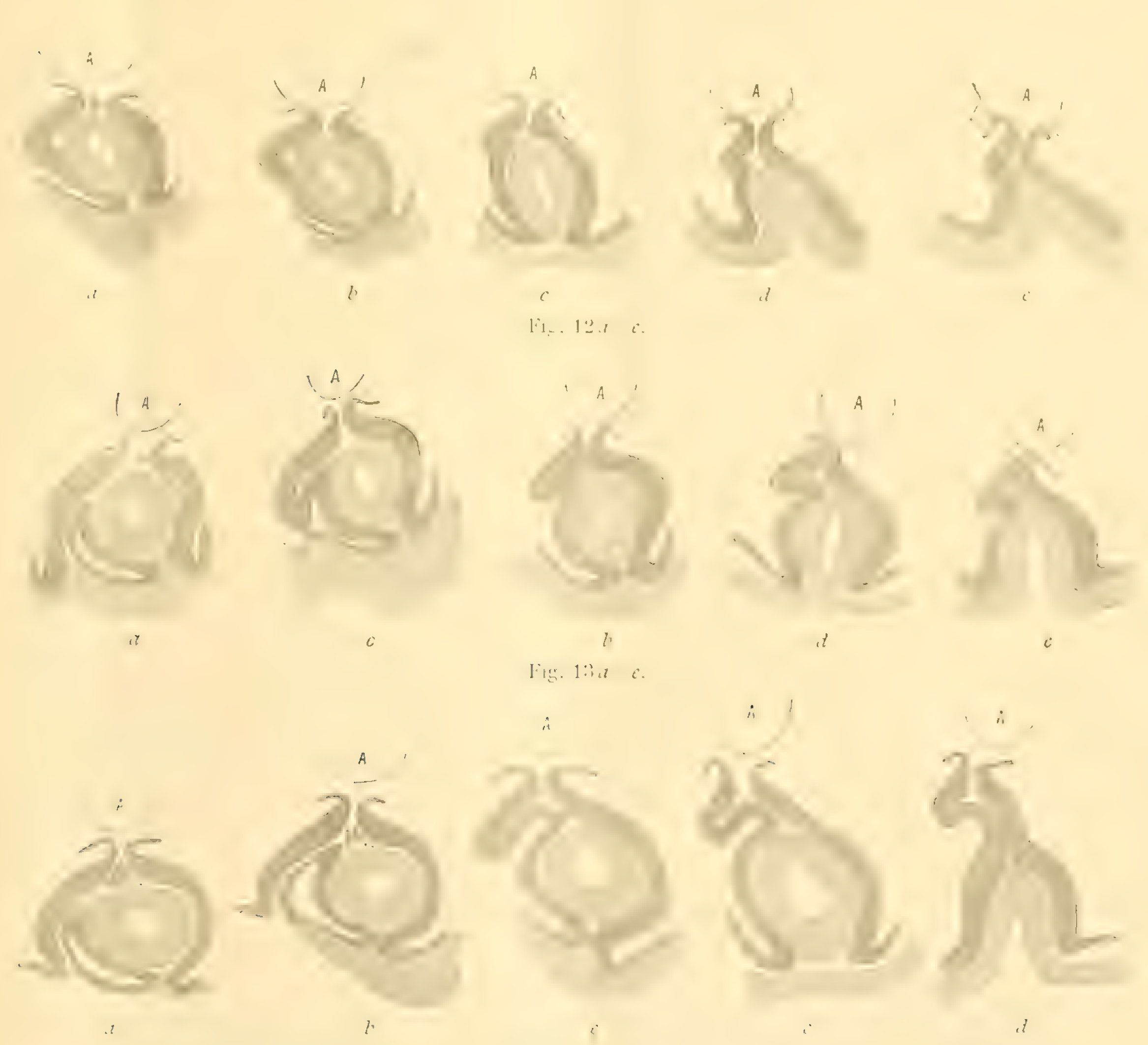
der Rand der rechten Nebengekrösfalte tatsächlich mit der ihm gegenüberliegenden Fläche der Leber verwächst, und daß sich dadurch das rechte Nebengekröse in kraniokaudaler Richtung verlängert.

Es ergibt sich nun weiter die Frage, wie sich die an der medialen Seite der rechten Nebengekrösfalte zwischen ihr und dem Darme und weiter kaudal zwischen ihr und dem ventralen Abschnitte des dorsalen Gekröses befindliche Rinne, die Bromann Recessus mesenterico-entericus nennt, vertieft. Daß diese Vertiefung in erster Linie auf ein Höherwerden der die Rinne nach rechts hin begrenzenden Nebengekrösfalte zurückgeführt werden muß, ist ohneweiters klar, aber außerdem könnte auch noch ein Zurückweichen des Grundes der Rinne in dorsaler Richtung, also eine Vertiefung durch aktives Vorwachsen der Coelomepithelauskleidung des Grundes der Rinne in dorsaler Richtung erfolgen. Ob sich nun ein solcher Vorgang tatsächlich abspielt oder nicht, ist sehr schwer zu beurteilen. Die rechte Nebengekrösfalte nimmt nämlich im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung recht erheblich an Länge zu. Diese Längenzunahme ist naturgemäß von dem Zeitpunkte an, in welchem die Falte vom Sinus venosus an bis ins Gebiet der Anlage des dorsalen Pankreas herabreicht, in ihrer kranial vom Pankreas gelegenen Strecke auf ein parallel mit dem Längenwachstum der benachbarten Organe, also insbesondere des Darmes und des dorsalen Darmgekröses, einhergehendes intersuszeptionelles Wachstum zurückzuführen. Ob aber dieses Wachstum in allen Teilen der Falte ein gleichmäßiges ist oder nicht, wird sich schwer entscheiden lassen. Ich halte es jedoch für sehr wahrscheinlich, daß der im Gebiete der Magenanlage befindliche Teil des Nebengekröses respektive der Nebengekrösfalte zunächst stärker in die Länge wachsen wird als derjenige Teil, der später dem kaudalsten Teile des Oesophagus benachbart liegt. Da man aber eine Grenze zwischen Oesophagus und Magenanlage in den in Betracht kommenden frühen Entwicklungsstadien noch nicht mit auch nur einiger Sicherheit zu ziehen vermag, kann man naturgemäß, wenn meine Meinung richtig ist, auch nicht angeben, wo der weniger stark in die Länge wachsende Teil des Nebengekröses respektive der Nebengekrösfalte aufhört und wo der stärker wachsende beginnt. Würde dagegen, was ich jedoch nicht für wahrscheinlich halte, das Längenwachstum des Nebengekröses und der Nebengekrösfalte in allen ihren Teilen ein vollkommen gleichmäßiges sein, dann könnte man allerdings einen Querschnitt durch ein jüngeres Stadium auf einen bestimmten Querschnitt eines älteren Stadiums beziehen und aus den Differenzen, die sich in dem Verhalten des Grundes der Rinne an den beiden einander entsprechenden Schnitten ergeben, bestimmte Schlußfolgerungen ziehen. Unter den gegebenen Verhältnissen ist dies jedoch, wie ich glaube, nicht mit Sicherheit möglich. Eine Hauptschwierigkeit bei der Beurteilung der Verhältnisse älterer Embryonen gegenüber denen jüngerer besteht aber auch noch in der großen Variabilität der Ausbildung und des Sitzes der Falte bei gleichaltrigen Embryonen, so daß man nie mit voller Sicherheit die Verhältnisse eines älteren auf die eines jüngeren Embryos beziehen kann. Diese Schwierigkeiten machen es beinahe unmöglich, ein sicheres Urteil zu fällen.

Da mich die Untersuchung der von mir gebauten Modelle der Beantwortung dieser Frage nicht näher brachte, habe ich schließlich Schnittreihen aus einer größeren Zahl von Schnittserien durch verschieden alte Embryonen bei 150facher Vergrößerung gezeichnet und miteinander verglichen. Dabei zeigte sich, daß ich bei entsprechender Auswahl Reihen zusammenstellen konnte, die zu beweisen scheinen, daß eine Vertiefung des Grundes der von der rechten Nebengekrösfalte begrenzten Rinne im Fortschreiten des Entwicklungsprozesses nicht erfolgt. Drei derartige Schnittreihen habe ich in den nebenstehenden Fig. 11 bis 13 bei 100facher Vergrößerung abgebildet. Bei der Zusammenstellung dieser Schnittreihen wurde von der, wie ich oben angedeutet habe, wahrscheinlich unrichtigen Annahme ausgegangen, daß die rechte Nebengekrösfalte durch gleichmäßiges intersuszeptionelles Wachstum an Länge zunehme. Es wurde also die Distanz zwischen der dorsalen Pankreasanlage und dem Gipfel der rechten Peritonealbucht bei drei Embryonen mit einer Buchttiefe von 0·01, 0·07 und 0·18 *mm* gemessen und hierauf je ein Schnitt aus der Mitte der Falte, dann wieder je einer aus der Mitte der kranialen und kaudalen Hälfte und je einer aus der Mitte des kranialsten und kaudalsten Viertels der Falte gezeichnet. Ich hätte diesen drei Reihen leicht noch einige durch ältere Embryonen sowie solche durch Zwischenstadien hinzufügen können, doch genügen die drei Reihen wohl, um zu zeigen, worauf es ankommt.

Vergleicht man nun zum Beispiel die Fig. 11 *c*, 12 *c* und 13 *c* miteinander, so wird man zunächst den Eindruck erhalten, als hätte sich die Rinne zwischen der Nebengekrösfalte und dem Darme bei den Stadien der Fig. 12 und 13 gegenüber dem Stadium der Fig. 11 in dorsaler Richtung vertieft. Wenn man jedoch die Distanz zwischen dem ventralen Umfange der Aorta und dem dorsalen des Darmes und andrerseits die zwischen dem Faltenmunde der Nebengekrösfalte und dem ventralen Umfange der Aorta nachmißt, so wird man sofort erkennen, daß sich die letztere Distanz nicht vergrößert hat, während die erstere eine nicht unwesentliche Zunahme aufweist. Dies scheint mir bis zu einem gewissen Grade dafür zu

Fig. 11 *a—e*.



Querschnitte durch den Darm und die Anlage des rechten Nebengekröses eines *Emys*embryos.
Fig. 11 *a—e* von 1·13 *mm* Kopflänge. Fig. 12 *a—e* von 1·18 *mm* Kopflänge. Fig. 13 *a—e* von 1·44 *mm* Kopflänge. (Vergr. 100fach.

sprechen, daß sich das Darmrohr von der Aorta vorerst nicht infolge eines vermehrten Wachstumes des dorsalen Gekröses in dorsoventraler Richtung entfernt hat, sondern daß diese Entfernung auf eine Verschiebung des Darmrohres zwischen den es bekleidenden Splanchnopleuralamellen in ventraler Richtung zurückzuführen ist, was naturgemäß zur Folge haben muß, daß der Grund der Rinne seine Lagebeziehung zur dorsalen Wand des Darmes in dem Sinne ändern wird, daß man, wenn man nur auf diese Beziehung achtet, zu der Meinung kommen muß, es hätte sich der Grund der Rinne über die dorsale Darmwand allmählich in dorsaler Richtung vorgeschoben.[1]

---

[1] Nimmt man aber an, daß, was nach meiner Auffassung richtiger ist, die kaudalen zwei Drittel der Nebengekrösfalte intersus zeptionell sehr viel stärker wachsen als das kraniale Drittel und wählt darnach die Schnittbilder, welche man zusammenstellt, aus dann tritt an ihnen das, was an den oben abgebildeten Schnitten schon recht gut sichtbar ist, noch sehr viel deutlicher hervor.

Natürlicherweise könnten aber die an den drei Serien der Fig. 11 bis 13 erkennbaren Verhältnisse auch in der Weise gedeutet werden, daß man die Zunahme der Distanz zwischen Darmrohr und Aorta auf ein vermehrtes Wachstum des dorsalen Darmgekröses zurückführt, wobei man gleichzeitig annimmt, daß sich der Grund unserer Rinne, in dem gleichen Maße als das dorsale Gekröse an Ausdehnung zunimmt, dorsalwärts vorrückt. Welche von diesen beiden Deutungen richtig ist, vermag ich an dem mir vorliegenden Materiale nicht zu entscheiden. Übrigens will ich nicht verschweigen, daß ich auch Bilder von Schnittreihen zusammenstellen könnte, die auch unter der Voraussetzung, daß sich die Entfernung des Darmrohres von der Aorta in der zuerst angedeuteten Weise vollzieht, dafür sprechen würden, daß tatsächlich ein geringgradiges Vordringen des Grundes unserer Rinne in dorsaler Richtung erfolgt. Freilich stimmen, wie ich schon früher angedeutet habe, kaum je zwei gleichaltrige Embryonen rücksichtlich der Beziehungen der Nebengekrösfalte zum Darme und bezüglich der Entfernung des letzteren von der Aorta genau miteinander überein, und man ist deshalb niemals sicher, ob die bei einem älteren Embryo gefundenen Verhältnisse sich ganz genau von denen eines nächst jüngeren ableiten lassen. So bin ich also jedenfalls nicht in der Lage, mit Sicherheit zu entscheiden, ob ein aktives Zurückweichen des Grundes der von der rechten Nebengekrösfalte begrenzten Rinne erfolgt oder nicht. Nur das eine glaube ich sagen zu können, daß, wenn ein solches Zurückweichen wirklich stattfindet, es sicherlich nicht hochgradig sein kann.

Nachdem ich somit gezeigt habe, daß das rechte Nebengekröse in Form einer Splanchnopleurafalte auftritt, deren Entstehung wohl schwerlich durch Buchtbildung erklärt werden kann, und nachdem ich auseinandergesetzt habe, wie diese Falte die Bildung des rechten Nebengekröses und der von ihm seitlich begrenzten Peritonealbucht herbeiführt, indem sie höher werdend auf die dorsale Wand des Sinus venosus übergreift und indem sich später ihr ventraler Rand mit der dorsalen Fläche der Leber verbindet, will ich mich nun der Entstehungsgeschichte des linken Nebengekröses zuwenden.

Wie ich schon früher, p. 16, angegeben habe (vergl. Fig. 30 und 31), findet sich auch an der linken Seite der Anlage des ventralen Darmgekröses eine gegen dieses gerichtete leichte rinnenförmige Ausladung der Leibeshöhle, die ich Sulcus hepato-entericus sinister nennen will. Auch sie reicht nur bis in die unmittelbare Nachbarschaft der Gegend kranialwärts, in welcher sich das Darmrohr zum Schlunddarme zu verbreitern beginnt und verschwindet hier, indem sie rasch seichter wird, vollständig.

Verbreitert sich dann in der Folge das Darmrohr etwas, so vertieft sich auch die Rinne, und damit tritt deutlicher hervor, daß sie sich nur bis in die Querschnittshöhe erstreckt, in welcher rechterseits der Gipfel der von dem rechten Nebengekröse begrenzten Bucht gelegen ist und daß sie hier in ähnlicher Weise abschließt, wie ich dies bezüglich eines jüngeren Stadiums für den Sulcus hepato-entericus dexter gezeigt habe.

Ein Stadium, in dem dies bereits recht deutlich war, habe ich modelliert (vergl. Fig. 43) und man sieht an dem Modell, wie die Rinne kranialwärts ziemlich unvermittelt endigt, wobei sich an ihrem kranialen Ende von der Wand des Sinus venosus ausgehend ein niedriger Wulst schief in kranialer und dorsaler Richtung hinzieht, der im Splanchnopleuraüberzuge des Schlunddarmes verstreicht.

Dieser Wulst ist durch eine niedrige Falte der Splanchnopleura erzeugt und stellt die erste Anlage des linken Nebengekröses dar. Indem diese Falte in der Folge etwas höher wird, verläuft sie mehr im Bogen und erstreckt sich auch noch etwas weiter dorsal. Sie springt dabei aber auch kaudalwärts vor und begrenzt so (vergl. Fig. 44 auf Taf. IV) eine kurze, kaudalwärts offene Bucht, den sogenannten Recessus pneumato-entericus sinister Bromanns.

Während diese Bucht in dem vorliegenden Stadium nur erst eine Tiefe von 0·01 *mm* aufweist, hat die rechte Bucht eine solche von 0·16 *mm*. Dabei stehen die Gipfel der beiden Buchten annähernd in der gleichen Höhe. Die Anlage des linken Nebengekröses erfolgt also erst um beträchtliches später als die des rechten. Ich sehe sie zuerst bei dem Embryo, dessen Schlunddarmmodell in Fig. 1 auf Taf. I abgebildet ist, bei dem die vom rechten Nebengekröse begrenzte Bucht schon eine Tiefe von 0·08 *mm* hat und bei dem von einer Lungenanlage noch nichts zu sehen ist.

Bei dem Embryo, von dem das in Fig. 44 auf Taf. IV abgebildete Modell herrührt, verhält sich der Schlunddarm fast genau ebenso wie der in Fig. 2 auf Taf. I abgebildete. Der Grund der linken Peritonealbucht stößt bei ihm unmittelbar an das kaudale Ende der linken Schlunddarmausbuchtung an, aus welcher sich später der linke Lungensack entwickelt. Die linke Peritonealbucht ist also schon zu einer Zeit angelegt, in welcher noch keine eigentliche Lungenaussackung gebildet ist. Das linke Nebengekröse wächst nun auch, wenigstens eine kurze Zeit lang, relativ rasch kaudalwärts vor. Und zwar dauert diese erste Wachstumsperiode so lange, bis die von ihm begrenzte Bucht, so weit sie auf dem Querschnitte allseitig geschlossen ist, eine Tiefe von 0·04 bis 0·08 *mm* erlangt hat. Die Tiefe der Bucht variiert nämlich selbst bei sonst ganz gleichweit entwickelten Embryonen nicht unerheblich. Dies steht im Zusammenhange damit, daß der ventrale Teil des linken Nebengekröses, der, wie wir gesehen haben, auch sein ältester ist, gewöhnlich etwas stärker wächst als sein dorsaler, was auch zur Folge hat, daß die vom Nebengekröse begrenzte Bucht sich in einer bestimmten Entwicklungszeit (vergl. Fig. 41 auf Taf. IV) nicht nur kaudal-, sondern auch dorsalwärts öffnet. Die Tiefe des allseitig geschlossenen Teiles der Bucht hängt also zunächst vor allem von dem Wachstume des dorsalen Abschnittes des linken Nebengekröses ab. Hält dieses ziemlich gleichen Schritt mit dem des ventralen Teiles, so wird die Bucht tiefer, bleibt aber der dorsale Abschnitt des Nebengekröses im Wachstume zurück, so wird die Bucht weniger tief werden.

Die Verhältnisse, wie sie die Mündung der linken Bucht in dem in Fig. 41 auf Taf. IV abgebildeten Stadium zeigt, beziehen sich nun schon auf eine Zeit, in welcher der linke Lungensack bereits begonnen hat, in das linke Nebengekröse hineinzuwachsen. Es wird deshalb vielleicht zweckmäßig sein, wenn ich, bevor ich die weitere Entwicklung des linken Nebengekröses schildere, die Beziehungen klarzulegen versuche, die sich zwischen den kaudalwärts auswachsenden Lungensäcken und den Nebengekrösen herstellen. Vorher möchte ich aber betonen, daß die linke Peritonealbucht genau in derselben Höhe angelegt wird, in der auf der anderen Seite der Gipfel der rechten Bucht gelegen ist und daß in der Folge die Gipfel beider Buchten stets auf gleicher Höhe bleiben. Wenn also, wie ich gezeigt zu haben glaube, ein Vordringen des Gipfels der rechten Bucht nicht erfolgt, so kann ein solches auch bei dem der linken Bucht nicht zu stande kommen, ganz abgesehen davon, daß die Entstehung der linken Lungenausbuchtung ein solches Vordringen verhindern würde.

Schon in dem Stadium, dessen Schlunddarmmodell in Fig. 2 auf Taf. I abgebildet wurde, schließen die Gipfel der beiden Peritonealbuchten unmittelbar kaudalwärts an jene Ausladungen des Schlunddarmes an, die als erste Anlagen der Lungen gedeutet wurden. Und eine gleiche nachbarliche Beziehung läßt sich auch für Embryonen erweisen, bei denen die Lungenanlagen die in Fig. 3 auf Taf. I wiedergegebene Gestalt zeigen.

Auch bei solchen Embryonen schließen die Gipfel der beiden Buchten unmittelbar an die Lungenaussackungen an. Das heißt, man sieht an Querschnittserien von 0·01 *mm* Schnittdicke auf einen Schnitt an dem die kaudale Wand der Lungenausbuchtung getroffen ist, als nächsten oder zweitnächsten einen folgen, der bereits die Wand des Gipfels der Peritonealbuchten trifft.

Recht klar läßt sich diese nachbarliche Beziehung aber auch für den Gipfel der rechten Bucht an medianen Sagittalschnitten demonstrieren. Diese Bucht überschreitet nämlich, wie dies an Querschnitten recht gut zu sehen ist, die Mittelebene und wird daher durch Medianschnitte noch in ihrem Gipfelteile getroffen, wenn sie vielleicht auch lateralwärts von der Medianebene noch um ein geringes weiter kranial reicht, wie genau in der Mitte.

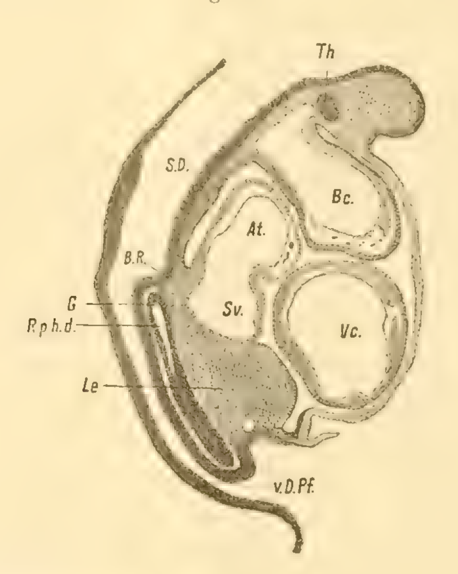
Fig. 45 auf Taf. IV zeigt einen annähernd genau median geführten Schnitt durch den Schlunddarm und die angrenzenden, in Betracht kommenden Organe eines *Emys*-Embryos von 1·0 *mm* Kopflänge, bei dem die rechte Peritonealbucht eben in Bildung begriffen war und vielleicht eine Tiefe von 0·01 bis 0·02 *mm* besaß. Dem Gipfel der Bucht würde der in der Figur mit *G* bezeichnete Punkt entsprechen. Die auf dem Schnitte sichtbare, zwischen ventraler Darmwand einer- und Sinus venosus und Leberanlage andrerseits eingeschobene Mesodermmasse, die in ihrem kranialen Abschnitte einen Hohlraum umschließt, ist also nur in ihrem kranialsten Teile die Wand des Recessus pulmo-hepaticus dexter. Weiter kaudal

handelt es sich um die Wand des Sulcus hepato-entericus dexter, die dort, wo auf dem Schnitte kein Lumen mehr zu sehen ist, in ihrem das ventrale Gekröse bildenden Teile flächenhaft angeschnitten wurde.

Fig. 46 auf Taf. IV zeigt weiter einen medianen Sagittalschnitt durch einen Embryo von 1·10 *mm* Kopflänge, der, wie ein Vergleich dieser Figur mit Fig. 45 zeigt, in der Entwicklung wesentlich weiter fortgeschritten war, was besonders auch aus der Massenzunahme der Leber zu erkennen ist. An der Stellung des Gipfels der Bucht hat sich jedoch, wie aus einem Vergleiche der beiden Figuren aufs klarste hervorgeht, nichts geändert. Bemerkenswert ist, daß bei diesem Embryo die Schlunddarmwand dort, wo sie der Wand des Sinus venosus anliegt, eine ventrale Ausbuchtung zeigt, die man, wenn der Embryo älter wäre, für den Durchschnitt der Bifurkationsrinne halten könnte. Diese ventrale Ausbuchtung ist aber höchstwahrscheinlich ein zufälliger Befund und vielleicht erst bei der Konservierung entstanden. Jedenfalls finde ich sie bei wieder etwas älteren Embryonen, wie die in Fig. 1 und 2 auf Taf. I abgebildeten Modelle zeigen, nicht wieder vor.

In untenstehender Textfig. 14 endlich habe ich einen aus drei aufeinanderfolgenden Sagittalschnitten durch einen Embryo von 1·70 *mm* Kopflänge kombinierten Medianschnitt abgebildet, der mit aller

Fig. 14.



Aus drei aufeinanderfolgenden Schnitten kombinierter medianer Sagittalschnitt durch das Herz und die angrenzenden Organe eines *Emys*embryos von 1·6 *mm* Kopflänge.

(Vergr. 50fach.)

Buchstabenerklärung.

Th. = mittlere Schilddrüsenanlage. *At.* = Atrium cordis. *B. R.* = Bifurkationsrinne.
B. c. = Bulbus cordis. *V. c.* = Ventriculus cordis. *G.* = Gipfel des Recessus plumo-hepaticus.
S. D. = Schlunddarm. *S. v.* = Sinus venosus. *R. p. h. d.* = Recessus pulmo-hepaticus dexter.
Le = Leberanlage. *v. D. Pf.* = vordere Darmpforte.

wünschenswerten Klarheit im Vergleiche mit den Fig. 45 und 46 zeigt, daß sich an der Stellung des Gipfels der Bucht in der Zwischenzeit nicht viel geändert haben kann, obwohl dieser Embryo in der Entwicklung sehr viel weiter vorgeschritten ist als der, von dem die Fig. 46 herrührt. Seine Lungenanlage zeigt denn auch ganz ähnliche Verhältnisse, wie die in Fig. 4 auf Taf. I abgebildete, ja sie ist vielleicht sogar um ein weniges weiter entwickelt wie diese. Jedenfalls ist also schon eine deutliche Bifurkationsrinne zu sehen (B. R.) und zu erkennen, daß der Gipfel der rechten Peritonealbucht an die Wand dieser Rinne unmittelbar anschließt.

Nur insofern hat sich im Gebiete unmittelbar kranial von dem Gipfel der Bucht eine wesentliche Veränderung vollzogen, als die Wand des Sinus venosus der Darmwand nicht mehr unmittelbar anliegt.

Dieses Verhalten ist darauf zurückzuführen, daß bei der Bildung des sich unter dem Coelomepithele ausbreitenden Zellgewebslagers die Wand des Sinus venosus durch die sich hier ansammelnden Zellmassen (vergl. Textfig. 5) von der Wand des Schlunddarmes ventralwärts abgedrängt wird.

Wenn nun in der Folge die beiden Lungenausbuchtungen, die ebenfalls unmittelbar kranial an die Gipfel der beiden Peritonealbuchten anstoßen, in kaudaler Richtung auswachsen, so dringen sie in die Nebengekröse ein und wachsen in ihnen in kaudaler Richtung weiter. Dabei beginnt sich das embryonale Bindegewebe in ihrer Umgebung zu vermehren, weshalb dann in späteren Entwicklungsstadien der die Lungensäcke beherbergende Teil der Nebengekröse etwas stärker in die Leibeshöhle hinein prominiert (vergl. Fig. 40 und 41 auf Taf. IV), als dies nach dem relativ kleinen Kaliber der Lungensäcke vorauszusehen wäre.

Aus demselben Grunde erstreckt sich aber die Lungenprominenz etwas weiter kaudalwärts als der betreffende Lungensack, denn die ihn einhüllende Bindegewebsmasse ragt um ein Geringes über sein kaudales Ende in das Nebengekröse hinein vor.

Die Behauptung Bromanns, daß der von ihm so genannte Recessus pneumato-entericus dexter als eine Ausbuchtung des sogenannten Recessus hepato-mesenterico-entericus sekundär entstehe (vergl. Bromann, p. 469), ist, wenn wir uns zunächst auf die Verhältnisse bei *Emys* beschränken, sicherlich nicht haltbar und es stimmt sicherlich ebensowenig mit den Tatsachen überein, wenn Bromann sagt, daß der sogenannte Recessus pneumato-entericus sinister (vergl. Bromann, p. 469) kranialwärts vordringt und die linke Lunge vom Darme isoliert. Denn das kann ich mit voller Sicherheit an der Hand meiner Serien nachweisen, daß die linke Peritonealbucht schon da ist, bevor der linke Lungenblindsack gebildet wurde und daß der linke Lungensack, sobald er einmal kaudalwärts auszuwachsen beginnt, mit seinem kaudalwärts gerichteten Abschnitte in die laterale Wand der linken Peritonealbucht, daß heißt in das linke Nebengekröse hinein vordringt. Es buchtet sich also der linke Recessus jedenfalls nicht sekundär zwischen Lunge und Darmwand vor, die erstere von der letzteren isolierend, und schon aus diesem sowie aus den p. 24 angeführten Gründen erscheint es mir in hohem Grade unwahrscheinlich, daß die erste Entstehung der linken Peritonealbucht durch eine Einstülpung entstanden sei. Stehen einem allerdings für das Studium der Verhältnisse nur einige wenige in Querschnittserien zerlegte Embryonen zur Verfügung, so gebe ich gerne zu, daß man auf die Idee Bromanns, daß es sich um einen Einstülpungsvorgang handeln könne, kommen kann.

Es läßt sich jedoch aus den Angaben, welche Bromann über seine bei Reptilienembryonen erhobenen Befunde gemacht hat, leicht der Nachweis erbringen, daß er mindestens mit Rücksicht auf diese Befunde allein, für die Reptilien nicht hätte die Schlußfolgerungen ziehen dürfen, die er tatsächlich gezogen hat. Ich will jedoch hier zunächst nur auf die die Schildkröten betreffenden Angaben Bromanns und die von ihm aus ihnen gezogenen Schlußfolgerungen, soweit sie die uns interessierenden Fragen betreffen, näher eingehen.

Bromann hat von *Emys* im ganzen neun Embryonen untersucht, von denen jedoch hier nur zwei in Betracht kommen können. Er sagt über diese beiden folgendes:

»*Emys*-Embryo 1 (6 *mm* lang, gerade). Die Trachea und Lungenanlagen sind noch nicht zu erkennen. Die Recessus pneumato-enterici sind nicht gebildet. Dagegen existiert schon ein stark entwickelter Recessus hepato-mesenterico-entericus. Dieser Recessus, welcher eine Länge von 0·94 *mm* hat, bildet kranialwärts eine 0·42 *mm* [1] lange, blind endigende Tasche, die eine im Querschnitte fast frontale Spalte zwischen dem Vorderdarme und der Leber darstellt. Diese am Querschnitte allseitig geschlossene Spalte setzt sich kaudalwärts in eine an der rechten Seite des Mesenteriums sich öffnende, 0·52 *mm* lange Rezeßpartie fort, welche (im Querschnitte sichelförmig) die ventrale und die rechte Seite der Vorderdarmes begrenzt.»

[1] Diese Zahlen können unmöglich richtig sein, denn bei Embryonen, deren rechter Rezessus eine Tiefe von 0·42 *mm* hat, ragen die Lungensäcke schon weit in die Nebengekröse hinein vor.

»Der größere Teil des Recessus hepato-mesenterico-entericus wird von der Leber begrenzt und ist also mit dem Namen Recessus hepato-entericus zu bezeichnen. Nur eine relativ kleine, kaudale Partie wird von einer vom dorsalen Mesenterium stammenden Falte, der Plica mesogastrica begrenzt. Dieser Rezeßpartie können wir den Namen Recessus mesenterico-entericus geben. Der zwischen dem rechten Leberlappen und der Plica mesogastrica gelegene longitudinelle Hiatus recessus hepato-mesenterico-enterici hat eine Länge von 0·52 *mm*.»

»*Emys*-Embryo 2 (4·5 *mm* lang, gebogen). Die erste Andeutung der entodermalen Lungenanlage ist als eine einfache Knospe [1] zu erkennen. Die Recessus pneumato-enterici sind noch nicht gebildet.«

Der dritte *Emys*-Embryo, dessen Verhältnisse Bromann beschreibt, ist in der Entwicklung schon viel zu weit vorgeschritten, als daß er etwa für die Beurteilung der Bildung der Recessus pneumato-enterici verwertet werden könnte, denn seine beiden Lungensäcke hatten schon eine recht erhebliche Länge (der rechte 0·5 und der linke 0·3 *mm*, von der Bifurkationsstelle der Trachea aus gemessen).

Von *Chrysemys*-Embryonen standen Bromann fünf Serien zur Verfügung, von denen aber hier auch wieder nur zwei in Betracht gezogen werden können. Bromann sagt über dieselben folgendes:

»Embryo von *Chrysemys picta* 1 (3·5 *mm* St. Sch. L.). Die Lungen sind noch nicht angelegt, ebensowenig die Recessus pneumato-enterici. Dagegen ist eine kleine Leberanlage schon vorhanden. An der rechten Seite des Mesenteriums findet sich ein Recessus hepato-mesenterico-entericus, dessen kraniales Ende (24 μ) auf dem Querschnitte allseitig geschlossen ist. Diese kranialwärts blind endigende kurze Tasche setzt sich kaudalwärts in einen ventralen Recessus hepato-entericus und einen dorsalen Recessus mesenterico-entericus fort, welche sich lateralwärts durch einen gemeinsamen Hiatus in das Coelom öffnen. Die ventrale Begrenzung des Recessus hepato-mesenterico-entericus wird von der Leber und dem Sinus venosus, die dorsale Begrenzung der beiden vereinigten Rezesse von einer Plica mesogastrica gebildet. Diese Falte hat eine Länge von etwa 216 μ. Kranialwärts ist sie relativ hoch und geht von der Stelle aus, wo das dorsale Mesenterium sich mit dem mesodermalen Vorderdarme verbindet; kaudalwärts wird sie allmählich niedriger und mehr dorsal und verstreicht an der rechten Seite des dorsalen Mesenteriums. Mit ihr hört auch der Recessus mesenterico-entericus auf. Der Recessus hepato-entericus ist kürzer; seine kaudale Grenze ist an der Stelle zu setzen, wo die Leberanlage kaudalwärts aufhört.«

»Embryo 2 von *Chrysemys picta* (4·5 *mm* Sch. St. L.). Die Lungen sind angelegt, die rechte entodermale Lungenanlage streckt sich von der Bifurkationsstelle aus gerechnet kaudalwärts 192 μ die linke entodermale Lungenanlage reicht noch länger (240 μ) kaudalwärts. Die Leber hat sich seit dem vorigen Stadium stark weiter entwickelt. Hiebei ist sie mit dem größten Teile der im vorigen Stadium freien Plica mesogastrica in Verbindung getreten, wodurch der auf dem Querschnitte allseitig geschlossene Teil des Recessus hepato-mesenterico-entericus kaudalwärts verlängert worden ist. Der Hiatus dieses Rezesses ist in entsprechendem Maße kleiner geworden; er hat jetzt nur eine Länge von 72 μ (gegen 216 μ im vorigen Stadium). Die Verlängerung des auf dem Querschnitte allseitig geschlossenen Rezeßteiles ist indessen so beträchtlich (dieser Rezeßteil hat jetzt eine Länge von 324 μ, gegen 24 μ beim vorigen Stadium), so daß die in kraniokaudaler Richtung stattgefundene Verbindung zwischen dem rechten Leberlappen und der Plica mesogastrica nicht genügt, um sie zu erklären. Wahrscheinlich sind hier noch zwei Faktoren wirksam gewesen: 1. Die die Wände der schon im vorigen Stadium auf dem Querschnitte allseitig geschlossenen Rezeßpartie bildenden Organe sind wahrscheinlich in kraniokaudaler Richtung in die Länge gewachsen; und 2. das kraniale Ende des Recessus hepato-mesenterico-entericus hat sich wahrscheinlich kranialwärts aktiv verlängert, um die rechte Lunge vom Vorderdarme partiell zu trennen. Die rechte Lungenanlage wird nämlich in einer Ausstreckung von 96 μ von dem kranialen Ende der rechtsseitigen Mesenterialrezesse begrenzt. Diese kraniale, die rechte Lunge vom Vorderdarme trennende Partie der rechtsseitigen Mesenterialrezesse betrachte ich als einen besonderen Rezeß, welcher mit dem Namen

[1] Was Bromann damit sagen will, ist mir leider nicht klar geworden und ich bedaure, daß er gerade die Verhältnisse dieses Embryos nicht genauer beschrieben hat.

Recessus pneumato-entericus dexter zu bezeichnen ist. Die Totallänge der rechtsseitigen Mesenterialrezesse beträgt etwa 380 μ«.

»An der linken Seite des Mesenterium sind keine Rezesse zu sehen, welche dem Recessus mesenterico-entericus oder dem Recessus hepato-entericus analog sind. Dagegen gibt es einen Recessus pneumato-entericus sinister. Dieser Rezeß hat in kraniokaudaler Richtung eine Ausdehnung von 156 μ und trennt die ventrokaudale Partie der linken Lunge vom Vorderdarm. Auf dem Querschnitt ist er nicht allseitig geschlossen, sondern öffnet sich ventralwärts in das Coelom. Die Bildung dieses Rezesses gibt also nicht zur Entstehung zweier Lungenligamente, sondern zur Entstehung eines Ligamentum pulmonale dorsale Anlaß.«

Bromann hat also im Ganzen vier Schildkrötenembryonen untersuchen können, die für die zu beantwortenden Fragen in Betracht kommen. Und unter diesen ist auch noch einer (Emysembryo 2) dessen Verhältnisse nicht näher gewürdigt sind. Hören wir nun was Bromann nach der Untersuchung dieser Embryonen über die Bildung der uns interessierenden Peritonealbuchten sagt (p. 468 bis 469). »Es ergibt sich also, daß bei den Schildkröten die unpaaren, rechtsseitigen Mesenterialrezesse, der Recessus hepato-entericus und der Recessus mesenterico-entericus zuerst auftreten, und zwar etwa gleichzeitig mit der ersten Leberanlage oder kurz nachdem diese zu erkennen ist. Durch einen großen, gemeinsamen Hiatus öffnen sich diese Rezesse nach rechts in das Coelom. Die dorsale Begrenzung des Hiatus wird von einer Plica mesogastrica, die ventrale von dem rechten Leberlappen gebildet. Kranialwärts bilden diese beiden Rezesse eine auf dem Querschnitte allseitig geschlossene frontal oder schief gestellte Tasche, welche kranialwärts blind endigt.«

Gegen die in diesem Absatze enthaltenen Angaben läßt sich, insofern sie nur eine Wiederholung der bei der Beschreibung gebrachten Tatsachen bringen, nichts einwenden. Nur möchte ich hervorheben, daß Bromann über die erste Entwicklung der von dem rechten Nebengekröse begrenzten Buchten überhaupt keine Tatsachen mitgeteilt hat. Es heißt aber dann weiter: »In einem etwas späteren Stadium werden die Lungen angelegt. Unmittelbar nachher treten die paarigen Recessus pneumato-enterici auf welche die kaudalen Lungenpartien vom Vorderdarme trennen.« Da muß man nun allerdings fragen, wie Bromann dazukam, diese Behauptung aufzustellen. Die mitgeteilten Tatsachen berechtigten ihn gewiß nicht dazu, denn er hat nirgends einen Schildkrötenembryo beschrieben, bei dem zwar schon die Anlagen von Lungensäcken, aber noch keine Recessus pneumato-enterici vorhanden waren. Und wenn er dann weiter sagt: »Der Recessus pneumato-entericus dexter bildet sich als eine kraniale Verlängerung des Recessus hepato-mesenterico-entericus aus und ist darum von diesem nie scharf abgrenzbar«, — so ist dies auch wieder eine Behauptung, deren Richtigkeit zu beweisen er unterlassen hat. Wenige Seiten vorher hält er es ja auch nur erst für wahrscheinlich, daß der Recessus pneumato-entericus dexter durch eine kraniale Verlängerung des Recessus hepato-mesenterico-entericus gebildet worden sei.

Bezüglich des Recessus pneumato-entericus sinister heißt es bei Bromann: »Der Recessus pneumato-entericus sinister geht dagegen direkt von der großen Körperhöhle aus und seine Eingangsöffnung wird von dem ventrokaudalen Rande der linken Lunge gebildet.« Auch gegen diesen Satz ließe sich nichts einwenden, wenn es dann nicht auf p. 523 für die Reptilien im allgemeinen hieße: »Der Recessus pneumato-entericus sinister bildet sich immer als eine Einstülpung von der großen Körperhöhle aus.« Denn aus diesem Satze geht doch hervor, daß Bromann auch für die Schildkröten eine solche Entstehung annimmt, eine Annahme, die jedenfalls nicht durch an Schildkrötenembryonen ermittelte Tatsachen gestützt wird. Übrigens konnte sich Bromann dem Eindrucke nicht verschließen, daß die nach seiner Meinung durch die Bildung des Recessus pneumato-entericus bedingte Verlängerung der vom rechten Nebengekröse begrenzten Peritonealbucht, neben dem Wachstum der sie sonst begrenzenden Organe, nicht genügt um die bedeutende Länge der Bucht bei älteren Embryonen und die Verengerung ihrer Kommunikationsöffnung mit der Peritonealhöhle zu erklären und so kam er zu dem wie ich zeigen konnte richtigen Schlusse, daß sich die Plica mesogastrica in kraniokaudaler Richtung mit der Leber verbinde. Außerdem zwangen ihn die Beobachtungen an seinem *Chrysemy*embryo 3. ein kaudalwärts Vor-

wachsen der entodermalen Lungenanlage in die laterale Wand des »ursprünglichen Recessus mesenterico-entericus« für ein späteres Stadium anzunehmen, eine Annahme, die zweifellos richtig war.

Bromann hat nun die vom rechten Nebengkröse begrenzte Bucht früher Entwicklungsstadien als Recessus hepato-mesenterico-entericus bezeichnet und mit diesem Namen die Beziehungen ausgedrückt, welche diese Bucht vor dem Entstehen der Lungen erkennen läßt. Insofern wäre also gegen diesen Namen nichts einzuwenden. Nun konnte ich aber zeigen, daß die rechte Lungenanlage, sobald sie kaudalwärts auszuwachsen beginnt, in das die laterale Begrenzung der Bucht bildende rechte Nebengekröse eindringt und von dem Augenblihke an, wo dies geschieht, wird auch der der Bucht gegebene Name unzutreffend und er wird es immer mehr, je weiter sich die Lunge entwickelt. Bromann freilich war der Meinung, daß der an die Lunge grenzende Abschnitt der Bucht mindestens zum Teile sekundären Ursprunges sei und hat die seiner Meinung nach sekundär entstandene Ausladung der primär gebildeten Bucht als Recessus pneumato-entericus dexter bezeichnet. Aber diese Meinung Bromanns ist nach den von mir gemachten Beobachtungen sicher unrichtig. Gerade der älteste, zuerst gebildete Teil der Bucht ist es, der später an der medialen Seite der rechten Lunge gefunden wird. Und aus diesem Grunde vermag ich auch die Nomenklatur Bromanns nicht zu akzeptieren.

Aber auch für einige andere von mir untersuchte Reptilienformen hat ein Teil von Bromanns Behauptungen sicher keine Geltung. Ich kann dies mindestens für *Lacerta* und *Anguis* ziemlich bestimmt nachweisen.

Was *Lacerta agilis* anbelangt, so war das untersuchte Embryonenmaterial allerdings nicht so reichhaltig wie das von *Emys*. Immerhin war die Zahl der untersuchten Embryonen keine kleine. Aber es waren hauptsächlich solche Embryonen, bei denen die vom rechten Nebengekröse begrenzte Peritonealbucht bereits vorhanden war. Bei fünf untersuchten Embryonen hatte die Bucht eine Tiefe von 0·01, bei dreien 0·02, bei je einem 0·03, 0·04 und 0·06 *mm*. Bei zweien betrug ihre Tiefe 0·05 und bei dreien 0·07 *mm*. Außerdem standen mir auch noch eine größere Zahl von Serien durch ältere Embryonen zur Verfügung Embryonen, bei denen noch keine rechte Peritonealbucht gebildet, aber die Nebengekrösfalte doch schon angelegt war, habe ich zwei untersucht, von diesen erwies sich aber einer, weil die Schnittrichtung nicht entsprach, als unverwendbar zum Vergleiche mit den anderen und so blieb nur ein Embryo dieses Stadiums übrig.

Bei ihm zeigte der Schlunddarm in der Gegend der späteren Lungenanlage auf dem Querschnitte schon die typische Dreiecksform. Die Sulci hepato-enterici waren bereits gebildet, der rechte etwas tiefer als der linke. Sie endigten kranial in ähnlicher Weise wie bei jungen *Emys*embryonen genau dort, wo der Lungendarm sich rasch verjüngend in den Vorderdarm übergeht. Die rechte Nebengekrösfalte präsentierte sich als ein ganz leichter kaum wahrnehmbarer wulstförmiger Vorsprung der Splanchnopleura der rechten Darmwand, der am kranialen Ende des Sulcus hepato-entericus dexter endigte. Kaudalwärts ließ sich dieser Wulst auf eine kurze Strecke weit von dieser Stelle aus verfolgen, dann wurde er so flach, daß man ihn kaum mehr wahrnehmen konnte, um schließlich beim Übergange auf das dorsale Darmgekröse wieder deutlicher hervorzutreten. Ich konnte ihn bis in die Nachbarschaft der Anlage des dorsalen Pankreas kaudalwärts verfolgen. Hätte ich nicht die Bilder der Faltenanlage von *Emys* gekannt und wären mir nicht nur um weniges ältere Embryonen von *Lacerta* zum Vergleiche zur Verfügung gestanden, so hätte ich der leichten faltenförmigen Erhebung der Splanchnopleura der rechten Darmwand dieses Stadiums kaum Beachtung geschenkt.

Daß die als Anlage des rechten Nebengekröses zu betrachtende Splanchnopleurafalte nicht einer Buchtbildung ihre Entstehung verdanken könne, war schon nach der Untersuchung dieses Embryos ziemlich bestimmt zu sagen. Dasselbe lehren aber auch etwas ältere Embryonen. In Fig. 18 *a*, *b* und *c* auf Tafel 2 habe ich drei Schnitte durch die Gegend der rechten Nebengekrösfalte eines Embryos mit 30 Urwirbeln abgebildet, bei welchem diese Falte kranial schon eine 0·01 *mm* tiefe auf dem Querschnitte allseitig geschlossene Bucht begrenzte. Der Schnitt der Fig. 18 *a* trifft gerade die Bucht und den Übergang des Lungendarmes in den Vorderdarm. Man erkennt auch deutlich den Durchschnitt der Nebengekrösfalte

die ventral mit dem Splanchnopleraüberzuge der dorsalen Wand des Sinus venosus in Verbindung steht. Fig. 18 *b* zeigt einen Schnitt, der 0·05 *mm* weiter kaudal geführt ist und die Nebengekrösfalte in ihrem höchsten Teile trifft. Auch bei Betrachtung dieses Schnittbildes wird man schwerlich auf die Idee verfallen, daß die rechte Nebengekrösfalte einem Einstülpungsprozesse an der Splanchnopleura ihre Entstehung verdanken kann. Fig. 18 *c* endlich betrifft einen Schnitt, welcher den kranialsten Teil der Leberanlage tangiert und die Nebengekrösfalte dort trifft, wo sie am dorsalen Gekröse dorsalwärts ausläuft. Der Schnitt liegt 0·15 *mm* kaudal von dem Schnitte der Fig. 18 *b*.

Die Fig. 19 bis 22 zeigen Schnitte durch einen Embryo mit 38 Urwirbeln, dessen rechte Peritonealbucht eine Tiefe von 0·04 *mm* hatte. Die Fig. 19 und 20 zeigen die Bucht auf dem Querschnitte und es ist bei einem Vergleiche dieser Figuren mit den Fig. 18 *a* und *b* auf Taf. II kaum zweifelhaft, daß die Vergrößerung der Bucht in kaudaler Richtung dadurch erfolgt, daß sich die Kuppe der Nebengekrösfalte allmählich in kraniokaudaler Richtung mit dem Splanchnopleuraüberzuge der dorsalen Wand des Sinus venosus verbindet. Im Schnitte der Fig. 19, der 0·01 *mm* kaudal vom Gipfel der Bucht geführt ist, erscheint der Darm noch wesentlich weiter, als in dem 0·02 *mm* weiter kaudal geführten Schnitte der Fig. 20. Es ist eben hier der Übergang des Lungendarmes in den Vorderdarm durchschnitten. Auch bei diesem Embryo schließt nämlich die Wand des Gipfels der Bucht unmittelbar an das kaudale Ende des Lungendarmes an, der aber bereits typisch seitlich gerichtete Lungenausbuchtungen zeigt. In dieser Beziehung sind also die Embryonen von *Lacerta* recht günstig, weil man an ihnen sehen kann, daß von dem Augenblicke an, in welchem die erste Anlage der rechten Peritonealbucht besteht, die Wand des Gipfels dieser Bucht an das kaudale Ende des noch dreikantigen Lungendarmes anschließt und es daher ganz ausgeschlossen erscheint, daß sich diese Bucht durch ein aktives Vorwachsen in kranialer Richtung vergrößern könnte.

Auffallend erscheint an dem Schnitte der Fig. 19 im Vergleiche mit dem der Fig. 18 *a*, daß an ihm die linke Splanchnopleura im ventralen Abschnitte der linken Darmwand von dieser und noch weiter ventral von der Splanchnopleura der rechten Peritonealbucht abgehoben erscheint und der so entstandene Zwischenraum einzelne embryonale Bindegewebszellen enthält. Die Erklärung für diese Erscheinung bietet der Schnitt der Fig. 20, an dem linkerseits die von der Anlage des linken Nebengekröses begrenzte Peritonealbucht getroffen erscheint. Diese Bucht ist noch sehr seicht und öffnet sich infolge dessen hauptsächlich lateralwärts. Ihre Begrenzung bildet, außer dem ventralen Gekröse und der Splanchnopleura des ventralen Abschnittes der linken Darmwand, die Nebengekrösfalte, welche am kranialen Ende des Sulcus hepato-entericus sinister von der seitlichen Darmwand gegen den Grund des Sulcus hepato-entericus herabzieht, um in demselben auszulaufen (v. A. Fig. 20). In der Höhe des Schnittes der Fig. 20 ist die linke Nebengekrösfalte am höchsten, um kaudal- und dorsalwärts (vergl. Fig. 21) gegen das dorsale Gekröse auszulaufen. Da die Schnitte der Fig. 19, 20 und 21 etwas schief geführt sind, scheint die linke Buch weiter kaudal zu liegen als der Gipfel der rechten Bucht, was in Wirklichkeit nicht der Fall sein dürfte Es ist jedoch sehr schwer zu entscheiden, ob nicht doch eine ganz kleine Höhendifferenz bezüglich der Lage der Gipfel der beiden Buchten besteht, weil die Embryonen der hier in Betracht kommenden Stadien in der Gegend der beiden Buchten immer etwas nach der rechten Seite hin gebogen sind und man infolge dessen gewöhnlich Schiefschnitte erhält, an denen der Gipfel der linken Bucht später getroffen wird, wie der der rechten. Man kann aber an den Schnitten, die den Lungendarm noch treffen, leicht feststellen, daß die Schnitte schief gehen. Und auch der Schnitt der Fig. 19 läßt dies noch erkennen, indem an ihm der Durchschnitt durch den Darm etwas schief nach links ventral ausladet und hier die Darmwand, weil schief durchschnitten, etwas dicker erscheint.

Die erste Anlage der linken Nebengekrösfalte sehe ich bei Embryonen, deren rechte Peritonealbucht eine Tiefe von 0·02 *mm* hat. Sie erscheint hier als ein ganz niedriger Splanchnopleurawulst, der das kraniale Ende des Sulcus hepato-entericus sinister umgreift und in dorsokaudaler Richtung an der linken Darmwand auslaufend, gewöhnlich nur über 2 bis 4 Schnitte verfolgt werden kann. Indem in der Folge die diesen Wulst bildende Splanchnopleurafalte in ihrem ventro-dorsal verlaufenden Teile seitlich stärker

vortritt, hebt sich ihre kraniale Lamelle von der Darmwand etwas ab, während die Splanchnopleura des Grundes der von der Falte begrenzten Nische der Darmwand anliegend bleibt. Diese Verhältnisse zeigen auch die Fig. 19 und 20 auf Taf. II ziemlich gut. Untersucht man nun den dem Schnitte der Fig. 19 vorhergehenden Schnitt, so trifft man an ihm bereits die Wand der linken Lungenausbuchtung angeschnitten, während auf dem dem Schnitte der Fig. 19 folgenden Schnitte die Wand der linken Peritonealbucht bereits getroffen ist. Es stößt also die Wand der linken Bucht beinahe unmittelbar an die linke Lungenausbuchtung an und ein ähnliches Verhalten ist auch bezüglich des Gipfels der rechten Bucht nachzuweisen. Wenn also eine Differenz in der Lage der Gipfel der beiden Buchten besteht, so kann sie in diesem Stadium höchstens 0·005 *mm* in dem Sinne betragen, daß die rechte Bucht etwas weiter kranial reicht als die linke. Nun öffnet sich aber bei dem Embryo der Fig. 19 bis 22 die linke Bucht noch rein lateralwärts und trotzdem grenzt ihre kraniale Wand schon an die noch seitlich gerichtete linke Lungenausbuchtung an. Man wird aus diesem Befunde, wie ich glaube, wohl kaum einen anderen Schluß ziehen können als den, daß die Bucht, wenn sie sich vergrößert, nicht durch Einstülpung in kranialer Richtung vergrößert werden kann, sondern lediglich durch ein Höherwerden der linken Nebengekrösfalte, wofür denn auch die Bilder sprechen, die mir die Schnittserien durch ältere Embryonen darbieten.

Fig. 21 und 22 zeigen dann weiter kaudal gelegene Schnitte durch denselben Embryo, von denen der der Fig. 21, was die Höhe, in der er geführt ist, anlangt, etwa dem der Fig. 18 *b* entsprechen dürfte. Auffallend erscheint bei der Betrachtung der Fig. 22 die bedeutende Höhenzunahme der rechten Nebengekrösfalte in ihrem dem dorsalen Gekröse aufsitzenden Abschnitte. Aber auch jetzt reicht die Falte noch immer nur bis zur Gegend des dorsalen Pankreas, in dessen unmittelbarer Nachbarschaft sie rasch niedriger wird und verstreicht.

Über das Wachstum der rechten Nebengekrösfalte ist dasselbe zu sagen, was bei der Beschreibung der Verhältnisse von *Emys*embryonen gesagt wurde. Sie wird vor allem sehr rasch höher und ihr ventraler Rand legt sich der dorsalen Wand des Sinus venosus und später noch weiter kaudal der dorsalen Fläche der Leber an, um mit diesen Organen zu verwachsen. Wenigstens deuten die Bilder, die ich von *Lacerta*embryonen erhalten habe, darauf hin, daß eine solche Verwachsung tatsächlich erfolgt. Gleichzeitig nimmt aber die rechte Nebengekrösfalte, respektive das rechte Nebengekröse, soweit ein solches schon gebildet ist, parallel mit dem Wachstume der benachbarten Organe durch intersuszeptionelles Wachstum in kraniokaudaler Richtung an Länge zu. Aber dieses Wachstum ist, soweit ich dies zu beurteilen vermag, höchstwahrscheinlich eben so wenig ein in allen Teilen der Falte gleichmäßiges, wie bei *Emys*embryonen. Auch bei *Lacerta* dürften die kranialen Teile der Falte, respektive des schon gebildeten Nebengekröses anfänglich nur sehr wenig in die Länge wachsen, während die weiter kaudal gelegenen Partien der Falte sich stärker in die Länge dehnen.

Natürlich ergeben sich bezüglich der Beantwortung der Frage, ob die zwischen der Nebengekrösfalte und dem Darme, respektive dem dorsalen Gekröse befindliche Rinne sich aktiv vertieft, ähnliche Schwierigkeiten wie bei *Emys*. Nur liegen bei *Lacerta*embryonen insofern etwas günstigere Verhältnisse vor, als hier in der in Betracht kommenden Strecke das Darmrohr ein sehr viel kleineres Kaliber aufweist wie bei den Embryonen von *Emys*, was die Beurteilung wesentlich erleichtert. Sehe ich nun von den Variationen geringeren Grades ab, welche auch die Nebengekrösfalte bei gleichaltrigen *Lacerta*embryonen darbietet, so muß ich sagen, daß ich nach dem Studium von bei 150facher Vergrößerung ausgeführten Schnittreihenzeichnungen von 17 Embryonen eine Vertiefung der Rinne in dem Sinne, daß die Splanchnopleura ihres Grundes dorsalwärts aktiv vordringen würde, nicht nachzuweisen vermag, wobei ich allerdings von der Voraussetzung ausgehe, daß der kraniale Abschnitt der rechten Nebengekrösfalte, respektive des aus ihr entstandenen Nebengekröses nur sehr langsam in kraniokaudaler Richtung in die Länge wächst, während ihr übriger Teil inzwischen sehr viel rascher an Länge zunimmt.

Daß, nachdem die Gipfel der beiden von den Nebengekrösen begrenzten Peritonealbuchten unmittelbar an den Lungendarm und wenn die ersten Lungenausbuchtungen gebildet sind, unmittelbar an diese anschließen, die Lungen, sobald sie einmal kaudalwärts auszuwachsen beginnen, ebenso wie bei *Emys*-

embryonen in die Nebengekröse einwachsen, braucht nicht mehr besonders hervorgehoben zu werden. Es kann also das, was Bromann über die Bildung der von ihm so genannten Recessus pneumato-enterici der Reptilien sagt, auch für *Lacerta* keine Geltung haben, denn auch bei *Lacerta*embryonen dringen diese Buchten sicher nicht aktiv zwischen Lungen- und Darmwand kranialwärts vor.

Lacerta gehört zu jenen Sauriern, die Bromann in seiner Gruppe *A* vereinigt hat, von der er angibt, daß sich bei ihren Vertretern der Recessus pneumato-entericus dexter (in derselben Weise wie bei den Schildkröten) von der kranialen Spitze des Recessus hepato-mesenterico-entericus entwickle. Er hat jedoch von *Lacerta*embryonen, welche für die Frage nach der Bildung der sogenannten Recessus pneumato-enterici in Betracht kamen, nur zwei untersucht. Er sagt über dieselben p. 483 folgendes: »*Lacerta*-embryo 2 (2·5 *mm*). Eine mesodermale Leberanlage und ein Recessus hepato-mesenterico-entericus sind schwach angedeutet. Lungenanlagen und Recessus pneumato-enterici sind noch nicht zu erkennen.«

*Lacerta*embryo 3 (4 *mm*). »Die Lungen sind jetzt angelegt. Die entodermalen Lungenanlagen sind gleichgroß und strecken sich etwa 150 μ kaudalwärts von der Trachealbifurkation. Die Recessus pneumato-enterici sind jetzt gebildet; der rechte geht von der kranialen Spitze des Recessus hepato-mesenterico-entericus aus. Die Anlage der Bursa omenti-majoris ist schwach angedeutet.«

Diese Angaben sind etwas dürftig und gestatten jedenfalls nicht, sich ein Urteil über die Entwicklung des Recessus hepato-mesenterico-entericus und der Recessus pneumato-enterici zu bilden. Bromann leitet jedoch seine Angaben über *Lacerta*embryonen damit ein, daß er sagt: »Da die Entwicklung der Mesenterialrezesse bei *Lacerta* in hauptächlich derselben Weise wie bei *Tarentola* stattfindet, beschränke ich mich hier auf folgende kurze Angaben.« Darnach durfte ich also erwarten, in Bromanns Schilderung der Verhältnisse bei *Tarentola*embryonen Angaben zu finden, die einen Schluß auf die Entwicklung der in Frage kommenden Leibeshöhlenbuchten gestatten. Zu meinem Erstaunen war jedoch in dieser Schilderung nichts von solchen Angaben enthalten.

Über den jüngsten untersuchten *Tarentola*embryo 1 (3 *mm* Sch. St. L.) sagt Bromann folgendes: »Die Lungenanlagen sind eben angelegt. Die rechte entodermale Lungenanlage ist etwas größer als die linke; von der Trachealbifurkation streckt sie sich etwa 60 μ kaudalwärts. Die linke entodermale Lungenanlage ist gerade nach links gerichtet. Kaudalwärts wird die links mesodermale Lungenanlage von der Eingangsöffnung eines Recessus pneumato-entericus sinister begrenzt, dessen kraniale, auf dem Querschnitte allseitig geschlossene Partie nur eine Länge von etwa 12 μ hat. Das Ligamentum pulmonale ventrale sinistrum ist 12 μ, das Ligamentum pulmonale dorsale sinistrum ist 96 μ lang.

Die rechte mesodermale Lungenanlage wird ebenfalls durch einen Recessus pneumato-entericus vom Vorderdarme getrennt. Die kaudale Grenze dieses Rezesses ist unmöglich festzustellen, denn der betreffende Rezeß geht kaudalwärts unmerklich in einen Recessus hepato-mesenterico-entericus über« u. s. w. Der jüngste von Bromann untersuchte *Tarentola*embryo war also, da die Recessus pneumato-enterici bereits gebildet waren, jedenfalls schon wieder zu alt, um sich an ihm ein sicheres Urteil über ihre Entstehung bilden zu können.

Ich war deshalb einigermaßen überrascht, als ich in der die Lacertilier betreffenden Übersicht Bromanns, p. 512, folgendes las: »Wenn wir die untersuchten Lacertilier überblicken, finden wir also, daß sie alle einen Recessus hepato-mesenterico-entericus besitzen, welcher in hauptsächlich derselben Weise wie zum Beispiel bei den Schildkröten entsteht.« Wie Bromann dies sagen konnte, ist mir nicht recht verständlich, hat er doch weder bei *Lacerta*- und *Tarentola*-, noch auch bei Schildkrötenembryonen Tatsachen beobachtet, die einen nur einigermaßen sicheren Rückschluß auf die Entstehung dieser Peritonealbucht gestatten. P. 513 heißt es dann weiter: »Der linke Recessus pneumato-entericus verhält sich bei allen insofern vollkommen gleich, als er immer direkt von der großen Körperhöhle aus entsteht. Dies ist nur relativ selten mit dem Recessus pneumato-entericus dexter der Fall; im allgemeinen bildet sich dieser Rezeß als eine kraniale Fortsetzung des Recessus hepato-mesenterico-entericus.«

Ich habe in Bromanns Arbeit vergeblich nach der Beschreibung von Tatsachen gesucht, die diese Schlußfolgerungen zu ziehen gestatten würden, denn auch seine Angaben über Embryonen von *Cnemido*-

phorus und *Anguis* — auf die letzteren werde ich gleich näher einzugehen haben — enthalten nichts, was er als Stütze für die Richtigkeit seiner Behauptungen über die Bildung des Recessus pneumato-enterici verwerten könnte. Auch war es mir nicht möglich, unter Bromanns Angaben über die Verhältnisse bei Lacertilierembryonen solche zu finden, die zu der Behauptung berechtigen würden (vergl. p. 513), daß es »bei allen embryologisch« von ihm »untersuchten Lacertiliern an jeder Seite einen Recessus pneumato-entericus« gibt, »welcher offenbar die Aufgabe hat, die betreffende Lunge, welche etwas früher als der betreffende Recessus angelegt wird, vom Vorderdarme freizumachen«. Zu dieser Aufstellung wäre Bromann, meiner Meinung nach, nur berechtigt gewesen, wenn er einen Eidechsenembryo beschrieben hätte, bei dem schon Lungenausbuchtungen und noch keine Recessus pneumato-enterici vorhanden gewesen wären.

Bezüglich dessen, was ich über die erste Entstehung der Nebengekröse und der von ihnen begrenzten Buchten bei den Embryonen von *Anguis* gesehen habe, will ich mich kurz fassen. Die erste Anlage des rechten Nebengekröses sehe ich bei dem Embryo. dessen Schlunddarm in Fig 7 auf Taf. I abgebildet ist, in Form einer nur ganz wenig prominierenden Splanchnopleurafalte an der rechten Seite des Darmrohres. Bei einem etwas älteren Embryo tritt diese Falte bereits deutlicher vor und erstreckt sich kaudalwärts bis in das Gebiet der dorsalen Pankreasanlage, hat aber kranial den kranialen Abschluß des Sulcus hepato-entericus dexter und somit auch die dorsale Wand des Sinus venosus noch nicht erreicht. Bei einem dritten, wieder etwas älteren Embryo, dessen Schlunddarm in der Gegend der Lungenanlage noch ähnliche Verhältnisse zeigt, wie der in Fig. 9 auf Taf. I abgebildete, nur daß er etwas weiter geworden ist und seine Lungenrinnen etwas stärker hervortreten, erstreckt sich der die kraniale Fortsetzung der rechten Nebengekrösfalte bildende Splanchnopleurawulst über den kranialen Abschluß des Sulcus hepato-entericus dexter bis an die dorsale Wand des Sinus venosus.

Bei einem nächstälteren Embryo von 1·4 *mm* Kopflänge begrenzt der kranialste Abschnitt der rechten Nebengekrösfalte bereits eine auf dem Querschnitte allseitig geschlossene Bucht von 0·03 *mm* Tiefe. Es ist also bei diesem Embryo bereits der kranialste Teil des rechten Nebengekröses gebildet. Eine linke Nebengekrösfalte ist bei ihm noch nicht angelegt. Dagegen ist die Stelle am kranialen Ende des übrigens noch recht seichten Sulcus hepato-entericus sinister, zwischen linker Darmwand und Sinus venosus, an welcher diese Falte etwas später prominiert, schon deutlich zu erkennen. Bei einem Embryo von 1·32 *mm* Kopflänge, dessen Lungenanlage in Fig. 10 auf Taf. I abgebildet ist, hat die vom rechten Nebengekröse begrenzte Bucht bereits eine Tiefe von 0·04 *mm*. Auch ist bei ihm die Anlage des linken Nebengekröses als leicht bogenförmig verlaufende, an der Wand des Sinus venosus ventral beginnende und dorsalwärts in den Splanchnopleuraüberzug der Darmwand auslaufende, wulstförmige Falte bereits gut erkennbar. Dabei besteht jedoch auf der linken Seite noch keine kranialwärts blind endigende Peritonealbucht, sondern nur eine von der linken Nebengekrösfalte begrenzte lateralwärts offene Nische, deren Zellauskleidung kranialwärts unmittelbar an die linke Lungenaussackung anstößt. Entwickelt sich nun in der Folge aus dieser lateralwärts offenen Nische eine kranial gerichtete blind endigende Bucht, deren Gipfelteil auch wieder unmittelbar an die Lungenaussackung anstößt, so kann diese Entwicklung doch wohl kaum in Form einer von der Peritonealhöhle ausgehenden Einstülpung vor sich gehen, sondern doch nur in der Weise, daß die linke Nebengekrösfalte höher wird und sich ihr Rand in der in Betracht kommenden Strecke kaudalwärts wendet.

Eine blind endigende linke Bucht von 0·01 *mm* Tiefe ist bei einem Embryo von 1·52 *mm* Kopflänge, von dem das Modell der Fig. 11 auf Taf. I herrührt, nachweisbar. Die rechte Bucht hat bei diesem Embryo eine Tiefe von 0·06 *mm*. Dabei läuft bei ihm die schon gut prominierende linke Nebengekrösfalte über der linken Darmwand in dorsokaudaler Richtung aus. Besonders hervorheben möchte ich hier noch, daß nicht nur die Gipfelwand der linken Peritonealbucht, sondern auch die der rechten unmittelbar an die betreffende Lungenaussackung anstößt, was übrigens bezüglich der Gipfelwand der rechten Bucht auch schon bei den zwei jüngeren früher beschriebenen Embryonen nachweisbar war. Die beiden Buchten verhalten sich

also rücksichtlich ihrer Beziehungen zur Lungenanlage in frühen Entwicklungsstadien bei *Anguis* ganz genau ebenso wie bei *Lacerta* und *Emys*.

Dieses Verhalten ändert sich aber sehr bald. Schon bei dem Embryo von 1·54 *mm* Kopflänge, dessen Lunge in Fig. 12 und 13 auf Taf. I abgebildet ist, treffe ich die Wand des Gipfels der rechten Bucht, die eine Tiefe von 0·09 *mm* hat, erst 0·05 *mm* kaudal von der rechten Lungenausbuchtung. Dagegen schließt die linke Bucht noch unmittelbar an die linke Lungenausladung an. Interessant ist, daß bei diesem Embryo diese Bucht viel seichter ist als bei dem nächstjüngeren und sich rein lateralwärts öffnet, also eigentlich auch nur wieder eine von der wulstförmig gestalteten, im Bogen verlaufenden linken Nebengekrösfalte begrenzte Nische darstellt. Auch bei einem nächstälteren Embryo von 1·58 *mm* Kopflänge (das betreffende Lungenmodell ist in Fig. 14 auf Taf. II abgebildet) ist die an die linke Lunge anschließende, vom Nebengekröswulste begrenzte Nische sehr seicht, womöglich noch seichter als bei dem vorhergehenden Embryo. Dabei ist die linke Nebengekrösfalte zwar sehr niedrig, läuft aber über die linke Darmwand in dorsokaudaler Richtung bis ans dorsale Gekröse aus. Der Gipfel der 0·15 *mm* tiefen rechten Peritonealbucht liegt nun schon 0·10 *mm* kaudal von der Bifurkationsstelle der Trachea.

Nur 0·07 *mm* von dieser Stelle finde ich den Gipfel der rechten Bucht bei einem Embryo, dessen Lunge nur wenig weiter entwickelt ist als die in Fig. 14 abgebildete. Dabei hat die Bucht eine Tiefe von 0·17 *mm*. Sehr interessante Verhältnisse zeigt der Embryo auf der linken Seite. Hier findet sich nämlich eine 0·04 *mm* tiefe, vom linken Nebengekröse begrenzte kranialwärts blind endigende Peritonealbucht. Außerdem setzt sich das linke Nebengekröse ventralwärts in Form einer Falte auf die Wand des Sinus

Fig. 15 bis 17.

Querschnitte durch Oesophagus, Lungen und Lungenbuckel eines *Anguis*embryos von 2·0 *mm* Kopflänge. (Vergr. 150fach.)

Buchstabenerklärung:

A. = Aorta. *Oe.* = Oesophagus. *r. L.* = rechte Lunge. *l. L.* = linke Lunge. *S. v.* = Sinus venosus. *l. N. G.* = linkes Nebengekröse. *l. P. B.* = linke Peritonealbucht.

venosus fort, die 0·11 *mm* weit kaudalwärts verfolgt werden kann, während seine dorsale Fortsetzung an der linken Darmwand nur durch drei Schnitte hindurch nachzuweisen ist. Dabei steht das kaudale Ende der linken Lunge in der Höhe des Gipfels der linken Bucht, der 0·03 *mm* von der Bifurkationsstelle der Trachea entfernt liegt und ragt gerade noch in die kraniale Wurzel des Nebengekröses hinein vor.

Bei dem Embryo, dessen Lunge in Fig. 15 auf Taf. II abgebildet ist, findet sich linkerseits auch wieder eine kranialwärts blind endigende Bucht, die aber nur eine Tiefe von 0·02 *mm* hat und deren Gipfel 0·05 *mm* kaudal von der Bifurkationsstelle der Trachea entfernt steht. Dabei zeigt bei diesem Embryo das linke Nebengekröse keine ventrale faltenförmige Fortsetzung an der dorsalen Wand des

Sinus venosus, dafür besitzt es eine ziemlich hohe, bis an das dorsale Gekröse verfolgbare, dorsale, kaudalwärts verstreichende Fortsetzung. Die vom rechten Nebengekröse begrenzte Bucht hat eine Tiefe von 0·17 *mm* und ihr kranialer Gipfel liegt 0·13 *mm* kaudal von der Bifurkationsstelle der Trachea.

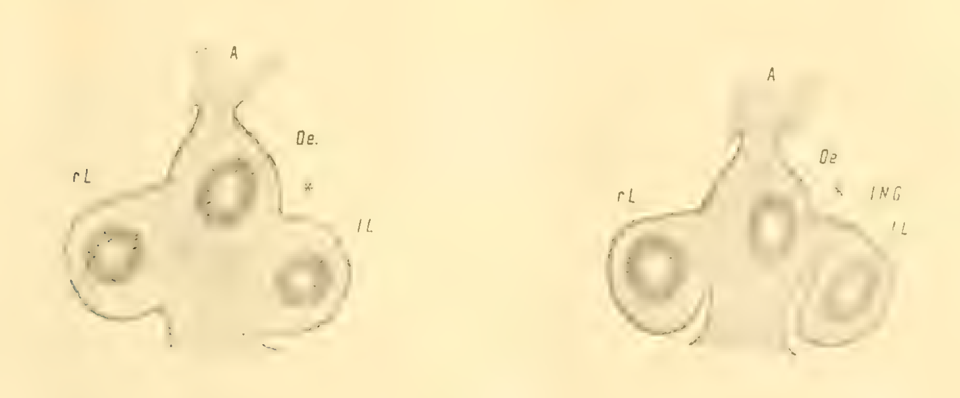
Etwas eingehender will ich die Verhältnisse eines noch wieder etwas älteren Embryos von 2 *mm* Kopflänge behandeln. Die nebenstehenden Textfiguren 15 bis 17 zeigen Querschnitte durch das uns interessierende Gebiet. Der Schnitt der Fig. 15 ist 0·04 *mm* kaudal von der Bifurkationsstelle der Trachea geführt. Die beiden Lungenschläuche liegen hier in der auch den Oesophagus umhüllenden Bindegewebsmasse eingebettet. Die beiden Lungenbuckel, wie ich die Vorwölbungen nenne, die den Lungen entsprechen, sind dorsalwärts gegen das dem Oesophagus entsprechende Gebiet äußerlich noch nicht deutlich abgrenzbar. Fig. 16 zeigt einen um 0·03 *mm* weiter kaudal geführten Schnitt, der sich von dem in Fig. 15 abgebildeten nur dadurch unterscheidet, daß an ihm die linke Pertionealbucht getroffen ist. Diese Bucht hat bei dem vorliegenden Embryo, soweit sie auf dem Querschnitte allseitig geschlossen ist, eine Tiefe von 0·03 *mm*. Ein ventraler Ausläufer des linken Nebengekröses besteht nicht, dagegen ist sein dorsaler Ausläufer schon recht mächtig. Wie Fig. 17 zeigt, öffnet sich also bei diesem Embryo die linke Bucht kaudal- und ventralwärts und findet ihre Fortsetzung in kaudaler Richtung in der von dem dorsalen Ausläufer des linken Nebengekröses lateralwärts begrenzten, ventralwärts offenen Rinne. Sehr instruktiv ist der Schnitt der Fig. 17 auch insofern, als er zeigt, wie in der kaudalen Fortsetzung der linken Lunge eine Bindegewebsmasse in den ventralen Teil des Ausläufers des linken Nebengekröses vordringt und wie an korrespondierender Stelle rechterseits das ventrale Gekröse einen in der Fortsetzung der rechten Lunge gelegenen durch Bindegewebsvermehrung entstandenen Buckel trägt. Es reicht also auf beiden Seiten die sogenannte mesodermale Lungenanlage ein gutes Stück weiter kaudalwärts als die Lungenschläuche selbst. Während nun aber der Gipfel der linken Peritonealbucht 0·07 *mm* kaudal von der Bifurkationsstelle der Trachea entfernt liegt, beträgt diese Entfernung bei dem Gipfel der rechten 0·15 *mm*. Dabei hat die rechte Bucht eine Tiefe von 0·24 *mm*.

Bei einem folgenden Embryo (Kopflänge 2·4 *mm*), dessen rechte Lunge 0·33 *mm* und dessen linke Lunge 0·27 *mm* mißt, ist von einer durch das linke Nebengekröse lateralwärts begrenzten, auf dem Querschnitte allseitig geschlossenen Peritonealbucht nichts mehr zu sehen. Kranial sitzen die beiden Lungenbuckel dem ventralen Gekröse breit auf. Dabei sind aber, wie nebenstehende Fig. 18 zeigt (Querschnitt 0·18 *mm* kaudal von der Bifurkationsstelle der Trachea), diese beiden Buckel durch leicht einschneidende Furchen gegen die Wand des Oesophagus abgesetzt, wobei zu bemerken ist, daß die linke Furche sehr viel deutlicher ausgeprägt ist als die rechte. Auch läßt sich insbesondere die linke Furche immer seichter werdend bis nahe an die Bifurkationsstelle heran verfolgen. Ein weiter kaudal geführter Schnitt (Textfig. 19) zeigt uns ferner, daß hier die Lungenbuckel durch ventrale Rinnen sehr viel schärfer gegen den Oesophagus und sein ventrales Gekröse abgegrenzt sind, die aber, wie ich gleich zeigen werde, eine sehr verschiedene Wertigkeit haben. Wie Textfig. 19 zeigt, ist die die linke Lunge vom ventralen Gekröse trennende Furche sehr viel tiefer als die anscheinend korrespondierende rechte. Während aber die rechte Furche kranialwärts allmählich seichter werdend ausläuft (vergl. die Textfig. 18. und 19), ist dies bei der linken nicht der Fall. Diese beginnt vielmehr ganz plötzlich als tiefe Furche oder Spalte 0·19 *mm* kaudal von der Bifurkationsstelle der Trachea, also an einer Stelle, an welcher man die Mündung der vom linken Nebengekröse begrenzten Bucht suchen würde, die aber, wie schon erwähnt, bei unserem Embryo nicht mehr vorhanden ist. Dadurch erscheint von der Höhe des Schnittes der Textfig. 19 an die linke Lunge durch ein kurzes Gekröse an die Wand des Oesophagus befestigt. Und dieses Gekröse setzt sich über das kaudale Ende der Lunge in eine Falte fort, die über die laterale Wand des Darmes hinweg sich bis auf das dorsale Gekröse fortsetzt und hier kaudalwärts ausläuft. Dabei zeigt die Textfig. 19 ferner, daß die Furche, die weiter kranial den linken Lungenbuckel gegen die Oesophaguswand abgrenzt, sich auch noch kaudalwärts verfolgen läßt und am Ansatze des linken Lungengekröses einschneidet.

Vergleicht man Textfig. 19 mit Textfig. 17, so wird einem sofort klar, wie die Verhältnisse bei dem vorliegenden Embryo zu deuten sind. Indem sich die beiden Lungensäcke rapid verlängern, wächst der

rechte in die Fortsetzung des entsprechenden Lungenbuckels ein, der sich parallel mit diesem Einwachsen kaudalwärts immer weiter verlängert. Dabei vertieft sich die Furche, die schon im Stadium der Fig. 17 den rechten Lungenbuckel vom ventralen Gekröses sondert, immer mehr. Die linke Lunge dagegen muß in den ventralen Teil des dorsalen Ausläufers des linken Nebengekröse einwachsen und so wird der dorsale Teil dieses Ausläufers zum linken Lungenligament. Ob dabei ursprünglich bei dem vorliegenden Embryo eine linke Peritonealbucht in ähnlicher Ausbildung vorhanden war wie bei dem Embryo der Textfig. 15 bis 17, muß ich natürlich unentschieden lassen. Übrigens liegt mir eine Schnittserie durch einen ungefähr gleichalten Embryo vor, dessen rechte Lunge 0·30 *mm* und dessen linke Lunge 0·27 *mm* lang waren, an dem ich das Vorhandensein einer 0·03 *mm* tiefen linken Peritonealbucht, deren Gipfel 0·20 *mm* von der Bifurkationsstelle der Trachea entfernt stand, nachweisen konnte, so daß ich für den Embryo der Fig. 18 bis 19 fast annehmen möchte, daß bei ihm nie eine gut entwickelte linke Peritonealbucht gebildet worden war. Nach den im Vorausgehenden angeführten Tatsachen kann es somit keinem Zweifel unterliegen,

Fig. 18 und 19.



Querschnitte durch Oesophagus und Lungen eines *Anguis*embryos von 2·4 *mm* Kopflänge. (Vergr. 100 fach.)

Buchstabenerklärung:

A. = Aorta. *Oe.* = Oesophagus. *l. N. G.* = linkes Nebengekröse. *l. L.* = linke Lunge. *r. L.* = rechte Lunge.

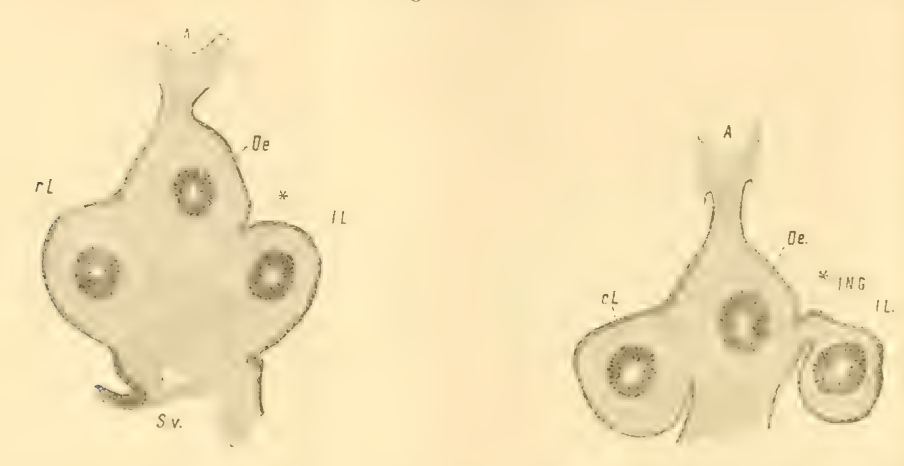
daß sowohl die Ausbildung der die linke Peritonealbucht begrenzenden Teile des linken Nebengekröses, sowie die der Bucht selbst, einen hohen Grad von Variabilität zeigt.

Die rechte Peritonealbucht hat bei dem Embryo der Textfig. 18 und 19 eine Tiefe von 0·32 *mm* und ihr Gipfel liegt 0·39 *mm* kaudal von der Bifurkationsstelle der Trachea. Auf die an den Schnitten ersichtlichen Verhältnisse des rechten Lungenbuckels wurde bereits hingewiesen und es ist nur noch zu bemerken, daß er sich kaudal von den Lungen in eine faltenförmige Leiste fortsetzt, die bis an die durch das rechte Nebengekröse gebildete Wand des rechten Recessus auslaufend verfolgt werden kann. Allerdings verstreicht diese Lungenbandfalte kaum daß sie die Wand des rechten Recessus erreicht hat.

Ich schließe dann hier noch die Beschreibung der Verhältnisse eines Embryos von 0·56 *mm* Kopflänge an und übergehe dabei die bei drei anderen erhobenen Befunde, die nicht wesentlich von denen des Embryos von 2·4 *mm* Kopflänge verschieden waren. Bei dem Embryo beträgt die Länge der rechten Lunge 0·45 *mm* und die der linken 0·36 *mm*. Seine rechte Peritonealbucht, deren Gipfel 0·40 *mm* kaudal von der Bifurkationsstelle der Trachea gelegen ist, hat eine Tiefe von 0·42 *mm*. Eine linke Peritonealbucht existiert nicht. Die die linke Lunge vom ventralen Gekröse trennende ventralwärts offene Rinne beginnt 0·20 *mm* kaudal von der Bifurkationsstelle der Trachea. Bei diesem Embryo ist nun der Prozeß der Rinnenbildung, der zur Abschnürung der beiden Lungen vom Oesophagus und zur Bildung der definitiven Lungenligamente führt, weiter fortgeschritten als in den vorhergehenden Stadien. Dies zeigt nebenstehende

Fig. 20, die einen Querschnitt betrifft, der 0·14 *mm* kaudal von der Bifurkationsstelle der Trachea geführt ist, ebenso wie die Textfig. 21, die einen sehr viel weiter kaudal gelegenen Schnitt abbildet. Ein Vergleich

Fig. 20 und 21.



Querschnitte durch den Oesophagus und die Lungen eines *Anguis*embryos von 2·56 *mm* Kopflänge. (Vergr. 100 fach.)

Buchstabenerklärung:

A. = Aorta. *r. L.* = rechte Lunge. *l. L.* = linke Lunge. *Oe.* = Oesophagus. *l. N. G.* = linkes Nebengekröse. *S. v.* = Sinus venosus.

dieser beiden Figuren mit den Textfig. 18 und 19 zeigt, wie die an der Dorsalseite der linken Lunge befindliche Rinne bei dem vorliegenden Embryo wesentlich tiefer geworden ist als bei dem Embryo, von dem die Schnitte der Fig. 18 und 19, herrühren. Fig. 22 endlich zeigt einen Schnitt, der, kaudal von dem kaudalen Ende der beiden Lungen geführt, einerseits den Endabschnitt des dorsalen Ausläufers des, linken Nebengekröses, andrerseits die faltenförmige kaudale Fortsetzung des linken Lungenbuckels getroffen hat.

Die im Vorausgehenden geschilderte Rinnenbildung, die in der Folge weitere Fortschritte macht führt nun schließlich zu einer Abschnürung der beiden Lungen von den Nachbarorganen und zur Bildung der definitiven Lungenligamente, Prozesse, die bei einem Embryo von 3·8 *mm* Kopflänge annähernd durch-

Fig. 22.



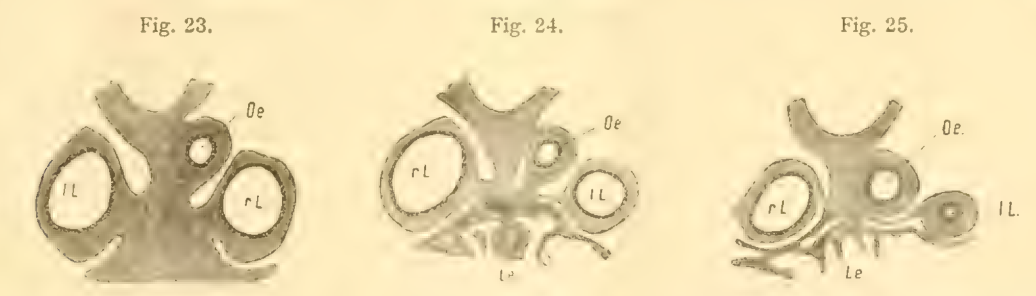
Querschnitt durch den Übergangsteil des Oesophagus in den Magen eines *Anguis*embryos von 2·56 *mm* Kopflänge. (Vergr. 100 fach.)

Buchstabenerklärung:

A. = Aorta. *l. N. G.* = linkes Nebengekröse. *r. L. B.* = rechter Lungenbuckel. *Oe.* = Oesophagus.

geführt sind. Von einem Embryo dieser Größe rühren die in den nebenstehenden Textfig. 23 bis 28 dargestellten Querschnittsbilder her.

Fig. 23 zeigt uns einen unweit der Bifurkationsstelle der Trachea geführten Schnitt, im Bereiche dessen sich die beiden Lungen annähernd symmetrisch verhalten. Jede von ihnen wird durch ein kurzes, dickes Gekröse an das ventrale Mesenterium befestigt und ein Vergleich mit Textfig. 18 ergibt sofort, daß diese beiden Lungenbänder in der Höhe unseres Schnittes einem Abschnürungsvorgange ihre Entstehung verdanken, wobei insbesondere die die linke Lunge vom Oesophagus sondernde dorsalwärts offene Rinne sich mächtig vertieft hat. In dem Schnitte der Fig. 24 liegen die Verhältnisse noch ähnlich, nur erscheinen in dieser Höhe die beiden Lungenligamente etwas dünner wie weiter kranial. Besonders dünn ist das linke Lungenligament und es ist schwer zu sagen, ob der Schnitt unserer Textfig. 24 seiner Höhe nach schon in jenes Gebiet fällt, welches etwa dem in Textfig. 21 abgebildeten Schnitte durch einen jüngeren Embryo entsprechen würde. Sicher ist dies jedoch bei dem in Fig. 25 abgebildeten Schnitte der Fall und wir müssen deshalb sagen, daß sich das Ligamentum pulmonale sinistrum eine Strecke weit, verglichen mit dem linken Lungenligamente des Stadiums der Textfig. 20 bis 22 dadurch verbreitert hat, daß sich die an seiner Ansatzstelle an die Oesophaguswand (vergl. Textfig. 21) von der Dorsalseite her



eingreifende Rinne stark vertieft hat. In der Höhe des Schnittes der Textfig. 25 besteht somit das linke Lungenligament aus zwei genetisch verschiedenen Teilen, einem lateralen aus dem dorsalen Ausläufer des linken Nebengekröses gebildeten primären und einem medialen sekundären durch Abschnürung von der Oesophaguswand entstandenen, die sich aber natürlich nicht gegeneinander abgrenzen lassen.



Querschnitte durch Darm, Lungen und Lungengekröse eines *Anguis*embryos von 3·8 *mm* Kopflänge.

(Vergr. 50 fach.)

Buchstabenerklärung:

A. = Aorta. *Oe.* = Oephagus. *l. L.* = linke Lunge. *r. L.* = rechte Lunge. *Le.* = Leberanlage.

A. = Aorta. *R. ph. d.* = Recessus pulmo-hepaticus dexter. *l. L. L.* = linkes Lungenligament. *r. L.* = rechte Lunge.

Mg. = Magen. *Le.* = Leberanlage.

Aber dieser Abschnürungs- respektive Abspaltungsvorgang betrifft nicht bloß denjenigen Teil des linken Lungenligamentes, in welchen in diesem Stadium die linke Lunge schon hineingewachsen ist, sondern auch seine kaudale Fortsetzung, zu der die linke Lunge erst später noch Beziehungen gewinnt Dies zeigt die Betrachtung des Schnittes der Fig. 26, an welchem der kaudale Ausläufer des linken Lungenligamentes an der ventralen Wand des Ösophagus haftet. Seine Haftlinie zieht sich dann (vergl. Fig. 27 und 28) über die laterale Darmwand gegen das dorsale Gekröse hin, an welchem dieser Ausläufer langsam niedriger werdend verstreicht. Textfig. 28 zeigt endlich noch, was ich schon früher

einmal hervorgehoben habe (6), daß sich in diesem Stadium die rechte Lunge bis in das Gebiet der rechten Peritonealbucht erstreckt und daß hier ihr Ligament an der lateralen, vom Nebengekröse gebildeten Wand der Bucht haftet und auch an dieser Wand über das Gebiet der Lunge hinaus kaudalwärts ausläuft.

Das die linke Lunge befestigende Gekröse besteht somit aus zwei genetisch verschiedenen Teilen, die allerdings später nicht mehr gegeneinander abzugrenzen sind, nämlich aus einem unmittelbar aus der linken Nebengekrösfalte hervorgegangenen und aus einem sekundär durch Abschnürung der Lunge und des primären Lungengekröses von der Ösophaguswand und dem ventralea Ösophagusgekröse entstandenen.

Fasse ich also das bisher über die Entwicklung der Nebengekröse von *Anguis* mitgeteilte kurz zusammen, so ergibt sich folgendes. Die Anlage der beiden Nebengekröse erfolgt bei dieser Form in ganz ähnlicher Weise wie bei *Emys* und *Lacerta* und mithin auch die der von diesen Gekrösen seitlich begrenzten Peritonealbuchten. Der kraniale Abschnitt des linken Nebengekröses zeigt, so wie die von ihm begrenzte Bucht, einen hohen Grad von Variabilität. Wahrscheinlich ist diese Bucht bei älteren Embryonen nur dann nachzuweisen, wenn schon von vornherein der sie begrenzende Teil des linken Nebengekröses einen höheren Grad von Ausbildung gewonnen hatte. Bei relativ alten Embryonen habe ich von dieser Bucht nichts mehr nachweisen können, so daß anzunehmen ist, daß sie sich auch dann, wenn sie relativ gut ausgebildet war, in späteren Entwicklungsstadien vollständig zurückbildet. Wie ich mir diese Zurückbildung vorstelle, werde ich später auseinandersetzen.

Ursprünglich schließen die Gipfel der beiden Buchten, die auf genau der gleichen Höhe stehen ganz ähnlich wie bei *Lacerta*- und *Emys*embryonen unmittelbar an die Wand der Lungenaussackungen an. Später aber weichen sie in kaudaler Richtung ziemlich rasch zurück. Dabei war festzustellen, daß der Gipfel der rechten Bucht sehr viel rascher zurückweicht als der der linken. Wie ist nun dieses Zurückweichen zu erklären? Ich glaube, daß da zweierlei Prozesse in Betracht gezogen werden können. Erstlich könnte es sich um ein vermehrtes Längenwachstum der zwischen den Gipfeln der Buchten und den Lungenanlagen respektive der Bifurkationsstelle der Trachea gelegenen Teile handeln. Wenn aber ein solches vermehrtes Längenwachstum allein ausschlaggebend wäre, könnte man aus demselben schwerlich die im Fortschreiten der Entwicklung immer stärker hervortretende Differenz zwischen der rechten und linken Körperseite erklären. Denn es ist wohl nicht gut möglich, daß die Teile rechts von der Medianebene stärker in die Länge wachsen als die links, ohne daß eine starke Verbiegung des Darmrohres und der rechten Lunge nach der rechten Körperseite hin erfolgen würde, von der in der Tat nichts zu sehen ist.

Eine andere Möglichkeit für die Erklärung des Zurückweichens der beiden Buchten würde in der Annahme eines allmählich auf den beiden Körperseiten ungleichmäßig fortschreitenden Obliterationsprozesses gegeben sein. Es ist nun nur die Frage, ob ein solcher Obliterationsprozeß auch tatsächlich vor sich geht. Ein Obliterationsprozeß im gewöhnlichen Sinne des Wortes ist es sicherlich nicht, denn ich konnte bei keinem der von mir untersuchten Embryonen etwas sehen, was dafür sprechen würde, daß sich in ihren Gipfelteilen die Wände der Peritonealbuchten aneinanderlegen und daß es durch Verwachsung zu einer Verödung der Buchten kommen würde. Aber was mir auffiel ist, daß von dem Zeitpunkte an, in dem das Zurückweichen der Gipfelbuchten beginnt, eine große Menge von Zellen aus der Wand der Buchten auszutreten und zur Vermehrung des in der Umgebung des Ösophagus und der Lungenschläuche befindlichen Bindegewebslagers beizutragen scheinen, wobei ich mir vorstelle, daß mit dem Austreten von Zellen aus der Wand der Gipfelbuchten die letzteren immer kürzer und kürzer werden. Dabei schreitet der Prozeß rechterseits, mindestens im Anfang, sehr viel rascher vor als linkerseits, so daß es in dem Maße, als die Lungenschläuche in kaudaler Richtung auswachsen, zu einer Rückbildung der Gipfelbuchten kommt und damit auch die Teile der Nebengekröse, welche diese Buchten begrenzen, verschwinden. Ist dabei die linke Bucht von vornherein tief angelegt, daß heißt der sie begrenzende Teil des linken Nebengekröses schon in frühen Entwicklungsstadien in kraniokaudaler Richtung sehr hoch, so wird es, wie ich dies in einem Falle (vergl. Textfig. 16) beobachten konnte, noch

dazu kommen können, daß die linke Lunge in diesem noch freien Teil des linken Nebengekröses hineinwächst, und dies um so eher, als die Reduktion der linken Gipfelbucht, wie dies aus meinen Messungen hervorgeht, sehr viel langsamer vor sich geht als die der rechten. In der Regel wird aber die linke Lunge ebenso wie die rechte bei ihrem Vorwachsen das Niveau des sich in kraniokaudaler Richtung zurückbildenden Gipfels der Bucht nicht mehr erreichen, weil eben in der Regel das Zurückweichen des Gipfels der Bucht ebenso rasch oder noch rascher erfolgen dürfte, als das Vorwachsen des betreffenden Lungenschlauches. Erst wenn der linke Lungenschlauch die Höhe des dorsalen Ausläufers des linken Nebengekröses erreicht hat, wird er in diesen hinein vorwachsen können.

Der rechte Lungenschlauch tritt aber, soweit ich das an den von mir untersuchten Embryonen sehen konnte, in frühen Entwicklungsstadien überhaupt in keine direkte Beziehung mehr zum Gipfelteile der rechten Peritonealbucht, da sich dieser viel zu rasch zurückbildet, als daß sich eine solche Beziehung herstellen könnte. Indem nun das die Lungenschläuche umgebende Bindegewebe von einem bestimmten Zeitpunkte an eine starke Vermehrung zeigt, springen die Lungenbuckel stärker gegen die Leibeshöhle zu vor und da die Bindegewebsvermehrung auch noch über das kaudale Ende der Lungensäcke eine Strecke weit in kaudaler Richtung vorgreift, hat der Lungenbuckel eine größere Länge als der Lungenschlauch selbst. Linkerseits findet dann der Lungenbuckel seine Fortsetzung in dem ursprünglich dorsalen Ausläufer des linken Nebengekröses, der nunmehr als dorsales Lungenligament funktioniert, während sich rechterseits in der Fortsetzung des Lungenbuckels eine Falte entwickelt, in die sich die rechte Lunge allmählich immer weiter kaudalwärts vorschiebt. Und diese Falte reicht dann auch noch bis auf die Seitenwand der rechten Peritonealbucht herab.

Kranial stehen nun die beiden Lungenschläuche der Embryonen von 2 *mm* Kopflänge zunächst noch in breiter Verbindung mit der Wand des Ösophagus, das heißt der Lungenbuckel ist weder dorsal noch ventral von der Ösophaguswand abgrenzbar. Später schnürt sich aber auch hier die Lungenanlage von der Ösophaguswand ab, so daß sich in der in Betracht kommenden Gegend Verhältnisse herstellen wie sie Textfig. 23 wiedergibt. Das heißt die rechte Lunge besitzt jetzt ein eigenes kurzes Gekröse, welches an der rechten Seite des Ösophagus festsitzt und sich in kaudaler Richtung bis auf den kranialsten Teil des rechten Nebengekröses fortsetzt. Dagegen besteht das Gekröse der linken Lunge aus zwei genetisch verschiedenen Teilen, von denen der kraniale, durch den oben beschriebenen Abschnürungsvorgang entstandene, am ventralen Ösophagusgekröse (vergl. Textfig. 23 und 24) haftet, während der kaudale, der zum Teile aus dem Ausläufer des linken Nebengekröses entstanden ist, mit seiner Ansatzlinie über die linke Darmwand hinziehend das dorsale Gekröse erreicht und an diesem noch eine ziemliche Strecke weit kaudalwärts verfolgt werden kann, bis er schließlich an ihm ausläuft.

Ich habe diese Verhältnisse des linken Lungenligamentes schon einmal in einer früheren Arbeit (6) beschrieben, war aber damals nicht in der Lage, die gemachten Befunde entsprechend zu deuten und mußte mich damit begnügen, auf die eigenartigen Verhältnisse, die das linke Lungenligament von *Anguis* darbietet, aufmerksam zu machen.

Daß die Vorgänge, die zur Rückbildung des kranialen Abschnittes der rechten Peritonealbucht führen, auch in späteren Entwicklungsstadien noch im Gange sind, geht aus den Angaben hervor, die ich schon bei einer früheren Gelegenheit (6) gemacht habe. Sie besagen, daß (vergl. Textfig. 28) in einem bestimmten Entwicklungsstadium das kaudale Ende der rechten Lunge zwar bis in das Gebiet der rechten Peritonealbucht herabreicht, während beim ausgebildeten Tiere dieses Ende der Lunge kranial vom Gipfel der rechten Peritonealbucht steht, woraus man den Schluß ziehen müsse, daß ein kranialer Abschnitt der rechten Peritonealbucht der Obliteration anheimfalle. Als ich diese Angaben machte hatte ich freilich, da mir nur einige wenige Embryonen von *Anguis* zur Untersuchung vorlagen, keine Ahnung davon, daß in ganz frühen Entwicklungsstadien der Gipfel des Recessus pulmo-hepaticus dexter auch bei *Anguis* ursprünglich bis an die Lungenanlage heranreicht.

Auch Bromann hat eine Reihe von 10 *Anguis*embryonen untersucht, von denen acht für die uns interessierenden Fragen in Betracht kommen. Ich will hier nur einiges von dem anführen, was Bromann

über diese Embryonen schreibt, denn im wesentlichen stimmen seine Angaben mit dem, was ich finden konnte, recht gut überein. Bezüglich seines Embryos 3 (4 *mm* größter Durchmesser) gibt er an, daß die eben angelegten Lungen beinahe symmetrisch seien und führt dann weiter aus: »Die kraniale Partie des Recessus hepato-mesenterico-entericus bildet eine auf dem Querschnitte allseitig geschlossene 48 μ lange Tasche, deren kraniales Ende dorsalwärts von der rechten Lungenanlage liegt[1], und zwar in der Höhe, wo die Trachealanlage mit dem Vorderdarme in Verbindung steht.« Bromann hat also, was er allerdings später nicht mehr erwähnt, bei diesem Embryo eine unmittelbare nachbarliche Beziehung der kranialen Wand seines Recessus hepato-mesenterico-entericus zur rechten Lungenausbuchtung festgestellt, eine Tatsache, die ich nur zu bestätigen vermag.

Für den nächsten Embryo 4 (4·2 *mm* Durchmesser), dessen Lungenanlagen, noch symmetrisch und nur wenig größer waren, gibt er dann weiter an, daß die allseitig geschlossene Partie des Recessus hepato-mesenterico-entericus 96 μ lang gewesen sei und daß er ihre Spitze 12 μ kaudal von der rechten Lungenaussackung gefunden hätte. Bei Bromanns Embryo 5 (größter Durchmesser 4·6 *mm*, etwas gestreckt) betrug, wie dieser Autor angibt, die Distanz zwischen dem kaudalen Ende der rechten Lungenanlage, die eine Länge von 48 μ hatte und der kranialen Spitze des Recessus hepato-mesenterico-entericus 48 μ. Für die folgenden fünf älteren Embryonen notiert Bromann diese Distanzen leider nicht. Hätte er auch bei diesen die Distanz zwischen Trachealbifurkationsstelle und kranialem Ende des Recessus hepato-mesenterico-entericus nachgemessen, so hätte er, so wie ich eine rapide Zunahme dieser Distanz finden können. Immerhin hätte er schon nach den oben zitierten Befunden bei drei jüngeren Embryonen auf die Erscheinung des Zurückweichens des kranialen Endes der Bucht aufmerksam werden können und hätte dieselbe nicht ignorieren dürfen. Indem er dies getan hat, konnte er dann freilich p. 517 sagen: »Nach meinen embryologischen Untersuchungen zu urteilen, obliteriert nicht eine kraniale Partie der Bursa omentalis bei solchen Lacertiliern, deren rechter Mesenterialrecessus relativ kurz ist (zum Beispiel bei *Anguis*). Diese rechte Mesenterialtasche, zum Beispiel bei *Anguis*, ist nämlich nicht der ganzen Bursa omentalis (d. h. Recessus hepato-mesenterico-entericus + Recessus pneumato-entericis dexter) analog, sondern wird nur von einem Recessus hepato-mesenterico-entericus gebildet.« Bromann hätte den ersten Satz beweisen müssen, was er nicht getan hat. Ja er hat sogar selbst beobachtete Tatsachen, die bis zu einem gewissen Grade gegen die Richtigkeit dieses Satzes sprechen, vollkommen ignoriert. Dieser Satz ist aber, wie ich oben gezeigt habe, wenigstens für *Anguis* sicherlich unzutreffend.

Von der Anlage eines Recessus pneumato-entericus sinister erwähnt Bromann bei der Beschreibung seines *Anguis*embryos 4 nichts und eben so wenig von der Anlage einer linken Nebengekrösfalte. Nach den von mir gemachten Beobachtungen müßte aber bei einem Embryon, dessen rechte Peritonealbucht eine Tiefe von 0·096 *mm* hat, die linke Nebengekrösfalte schon gebildet sein und mindestens die Andeutung einer linken, unmittelbar kaudal von der linken Lungenaussackung befindlichen Peritionealbucht nachgewiesen werden können. Freilich muß bei der großen Variabilität der Verhältnisse der linken Bucht zugegeben werden, daß sie vielleicht gelegentlich gar nicht angelegt wird. Aber was unbedingt angelegt wird, ist die linke Nebengekrösfalte und die müßte wohl bei Bromanns *Anguis*embryo 4 schon zu sehen gewesen sein.

Wenden wir uns nun den Angaben zu, die sich auf jene Rinnen beziehen, die Bromann, wie ich glaube mit Unrecht, als Recessus pneumato-enterici dexter und sinister bezeichnet. Bei seinem *Anguis*embryo 5 hat Bromann einen 12 μ langen Recessus pneumato-entericus sinister beobachtet, der sich jedoch nicht gerade kaudalwärts, sondern dorsalwärts öffnete und der sich also auf dem Querschnitte nicht als allseitig geschlossen präsentierte. Wie Bromann sagt, war also durch diesen Rezeß »nur ein kurzes Ligamentum ventrale sinistrum gebildet; ein dorsales Pulmonalligament existiert dagegen nicht.« Ich selbst konnte genau gleiche Verhältnisse bei keinem der von mir untersuchten Embryonen nachweisen. Bei

[1] Derartiges sieht man allerdings nur an Schnitten, die das Darmrohr in der Gegend der Lungenanlage nicht genau quer, sondern etwas schief in dorsoventraler Richtung, kaudokranial abfallend treffen.

seinem *Anguis*embryo 6, dessen Lungen schon eine beträchtliche Länge hatten (r. L. 132 μ, l. L. 84 μ), fand Bromann einen 72 μ langen Recessus pneumato-entericus sinister. Kranialwärts bildet er eine 48 μ lange, auf dem Querschnitte allseitig geschlossene Tasche.» Hier findet sich also sowohl ein Ligamentum pumonale dorsale sinistrum (72 μ), wie ein Ligamentum ventrale sinistrum (48 μ lang). Für seinen Anguisembryo 7 gibt Bromann an, daß er demselben Entwicklungsstadium angehöre wie sein Embryo 6. »Der Recessus pneumato-entericus sinister verhält sich umgekehrt wie bei dem *Anguis*embryo 5. Dieser Rezeß (48 μ lang) öffnet sich nämlich „ventralwärts". Die im obigen referierten Beobachtungen mußten Bromann zunächst auf die Variabilität, die der Recessus pneumato-entericus sinister bei verschiedenen Embryonen darbietet, aufmerksam machen. Doch hat er in der Folge, soweit ich sehen konnte, von dieser Variabilität keine Notiz genommen. Von dem nächstälteren Embryo 8 gibt er dann nur an, daß der Recessus pneumato-entericus sinister 72 μ lang sei, sich ventralwärts öffne und keine allseitig geschlossene Tasche bilde. Im wesentlichen stimmen also diese Angaben, insbesondere auch was die Variabilität der Befunde anbelangt, mit dem, was ich gesehen habe, ziemlich gut überein.

Ich wende mich nun, bevor ich das zitiere, was Bromann über seinen Embryo 9 sagt, dem zu, was er bezüglich der Beziehungen der rechten Lunge bei jüngeren Embryonen angibt. Es kommt hier vorerst sein Embryo 6 in Betracht. Er sagt über ihn mit Rücksicht auf die rechte Lunge Folgendes: »Auch die kaudale Partie der rechten Lunge wird jetzt durch einen (48 μ langen) Recessus pneumato-entericus dexter vom Vorderdarme getrennt. Dieser Recessus öffnet sich ventralwärts und bildet keine auf dem Querschnitte allseitig geschlossene Tasche. Es findet sich also an der rechten Seite nur ein dorsales Ligamentum pulmonale.« Ähnlich liegen nach Bromanns Angaben die Verhältnisse bei seinem Embryo 7. Bei seinem Embryo 8 soll der Recessus pneumato-entericus dexter 60 μ lang und nur sehr schwach angedeutet sein. Fragen wir nun, was dieser Recessus pneumato-entericus dexter Bromanns eigentlich ist, so müssen wir vor allem feststellen, daß er eben so wenig wie der Recessus pneumato-entericus sinister späterer Stadien ein wirklicher Recessus, sondern ein einfacher Sulcus ist, der an der Ventralseite zwischen rechter Lunge und ventralem Darmgekröse einschneidend kranialwärts allmählich verstreicht. Die Entstehung dieses Sulcus ist nach dem, was ich auf p. 40 über das Wachstum der rechten Lunge in kaudaler Richtung mitgeteilt habe, ohne weiteres klar. Parallel mit dem Auswachsen des rechten Lungensackes wächst das kaudale, nur aus mesodermalen Elementen bestehende Ende des Lungenbuckels, sich von seinem Mutterboden immer mehr abhebend und schließlich in eine Falte auslaufend immer weiter vor und gleichzeitig dringt das kaudale Ende des Lungenschlauches immer weiter in den so verlängerten Lungenbuckel ein. Wahrscheinlich vertieft sich dabei die den Lungenbuckel begrenzende, ventralwärts offene Furche auch etwas, so daß man, so wie bei der linken Lunge, von einem Abschnürungsvorgange sprechen kann. Aber von einem Recessus pneumato-entericus dexter darf man, wie ich glaube, wenn man den Ausdruck überhaupt gebrauchen will, bei *Anguis fragilis* unter keinen Umständen sprechen. Denn bei dieser Form bildet sich der Teil der rechten Peritonealbucht, den Bromann bei anderen Reptilien als Recessus pneumato-entericus bezeichnet, zurück und wenn sich, was, wie wir gesehen haben, nicht der Fall ist, bei *Anguis* an der medialen Seite der rechten Lunge eine Bucht entwickeln würde, so müßte man ihr, um Mißverständnissen vorzubeugen, einen anderen Namen geben. Die Rinne, die Bromann als Recessus pneumato-entericus dexter bezeichnet, entwickelt sich nur als Folgeerscheinung der durch die Rückbildung des kranialen Abschnittes der rechten Peritonealbucht geschaffenen veränderten Wachstumsbedingungen für die rechte Lunge.

Aber auch von einem Ligamentum pulmonale dorsale dextrum darf man meiner Meinung nach bei *Anguis* nicht sprechen, denn diese Bezeichnung ist bereits für den dorsal von der rechten Lunge befindlichen Abschnitt des rechten Nebengekröses von *Lacerta* und mit Rücksicht auf diesen Punkt lacertaähnlichen Reptilien vergeben. Vielmehr ist das Ligamentum pulmonale dextrum von *Anguis* und anguisähnlichen Formen eine Bildung eigener Art.

Was schließlich Bromanns Embryo 9 anbelangt, so zeigt er die für ältere *Anguis*embryonen typischen, von mir schon früher beschriebenen (6) Verhältnisse des linken Lungenligamentes, nur reicht

bei ihm das kaudale Ende der rechten mesodermalen Lungenanlage erst bis zur Höhe des kranialen Endes des sogenannten Recessus hepato-mesenterico-entericus. Daß Bromann die verschiedene genetische Wertigkeit des kranialen und kaudalen Abschnittes des linken Lungenligamentes bei seinem Embryo 9 nicht erkannt hat, hängt vielleicht damit zusammen, daß ihm Zwischenstufen zwischen seinen Embryonen 8 und 9 fehlten.

Daß es sich in dem Verhalten der kranialen Abschnitte des linken Lungenligamentes bei *Anguis* um etwas von dem Ligamentum pulmonale dorsale sinistrum anderer Saurier vom Lacertatypus verschiedenes handelt, hatte ich schon seinerzeit hervorgehoben (6), und daß ich recht hatte, dies zu tun, glaube ich im Vorausgehenden gezeigt zu haben. Denn in der Tat entspricht nur ein Teil des linken Lungenligamentes von *Anguis* dem Ligamentum pulmonale dorsale sinistrum von *Lacerta* und anderen lacertaähnlichen Sauriern. Sein kranialer Abschnitt dagegen ist eine Bildung eigener Art, die in Anpassung an die eigenartigen Verhältnisse des Körpers von *Anguis* sekundär entstanden ist.

An den Angaben, welche Bromann über die Entwicklung der Peritonealbuchten von *Cnemidophorus* macht, vermag ich keine Kritik zu üben, da mir Embryonen von *Tejiden* leider nicht zur Verfügung stehen. Nur das eine läßt sich mit Bestimmtheit sagen, daß die Bucht, welche sich nach Bromann bei dieser Form in der Regel an der medialen Seite der rechten Lunge zu entwickeln scheint, etwas besonderes ist und jedenfalls nicht mit der Bucht homologisiert werden darf, die Bromann bei *Lacerta* oder *Emys* als Recessus pneumato-entericus bezeichnet.

Nun will ich zum Schlusse auch noch auf die recht interessanten und eigenartigen Verhältnisse bei Schlangenembryonen etwas näher eingehen. In der Übersicht über die von ihm bei Schlangen gewonnenen Resultate sagt Bromann: »Der Recessus hepato-mesenterico-entericus bildet sich bei den Schlangen in hauptsächlich derselben Weise wie bei den Schildkröten, ist aber immer relativ klein.« Daß Bromann die Entwicklung dieses Recessus bei Schildkröten eigentlich gar nicht gesehen hat, habe ich früher bereits hervorgehoben. Aber auch bei Schlangen hat er seine Entstehung nicht geschildert.

Es standen ihm im Ganzea neun Embryonen von *Tropidonotus* zur Verfügung. Der jüngste von ihnen (1) war anscheinend zu jung und daher weder von einer Lungenanlage noch von Mesenterialbuchten eine Spur vorhanden. Von dem nächsten (2) sagt Bromann: »Die Lungenanlagen sind jetzt gebildet. Die linke entodermale Lungenanlage ist nur sehr schwach angedeutet; die rechte ist relativ groß und streckt sich 24 μ kaudalwärts von der Trachealbifurkation. Die erste Andeutung eines Recessus hepato-mesenterico-entericus ist jetzt an der rechten Seite des Mesenteriums zu sehen.«

Es ist sehr zu bedauern, daß Bromann die Verhältnisse dieses Embryos nicht genauer untersucht und beschrieben hat, denn es war der einzige Embryo, der ihm vielleicht über die Bildung des Recessus hepato-mesenterico-entericus etwas hätte sagen können. Der nächste Embryo (3), der ihm zur Verfügung stand, dessen rechte Lunge eine Länge von 0·132 *mm* hatte, war nämlich schon wieder viel zu alt, als daß er in dieser Richtung hätte verwertet werden können. Und nun sagt Bromann, nachdem er einen einzigen für die Bildung des Recessus hepato-mesenterico-entericus in Betracht kommenden Embryo untersucht hatte, daß die Bildung dieses Recessus bei Schlangen in ähnlicher Weise erfolge wie bei Schildkröten.

Mir selbst standen eine größere Zahl von Schnittserien durch Embryonen von *Tropidonotus natrix* und *Coluber Aesculapii* zur Verfügung, die ich vor längerer Zeit für die Zwecke einer anderen Untersuchung angefertigt hatte. Ich will mich jedoch hier nicht auf eine Wiedergabe der bei den einzelnen Embryonen gemachten Beobachtungen einlassen, sondern mich darauf beschränken, einige Angaben über die erste Anlage der Nebengekröse und der von ihnen begrenzten Peritonealbuchten zu machen und im Anschlusse daran einige Beobachtungen zu erwähnen, die ich über das Schicksal des linken Nebengekröses sowie über das der beiden Peritonealbuchten machen konnte.

Die erste Anlage des rechten Nebengekröses sehe ich bei einem *Tropidonotus*-Embryo von 1·3 *mm* Kopflänge. Sie präsentiert sich bei ihm wie bei den anderen untersuchten Reptilien als eine wulstförmig gegen die Leibeshöhle zu vorspringende Falte (vergl. Fig. 24 auf Taf. II) der mächtig dicken Splanchnopleura. Am höchsten ist die Falte in der Höhe des abgebildeten Schnittes und flacht von hier aus sowohl

kranial- als kaudalwärts allmählich ab. In der letzteren Richtung erstreckt sie sich noch eine gute Strecke weit über das Gebiet der vorderen Darmpforte hinaus. Eine rinnenförmige Ausladung der Leibeshöhle, die als Anlage des S. hepato-entericus dexter bezeichnet werden könnte, ist nur unmittelbar kranial von der vorderen Darmpforte an der Ventralseite der rechten Nebengekrösfalte zu sehen. Sie endigt kranial dort, wo die Falte verstreicht, ganz allmählich. In ihrer Fortsetzung in kranialer Richtung aber bildet die Splanchnopleura bei ihrem Übergange von der Darmwand auf die dorsale Wand des Sinus venosus einen Zellkeil, der sich zwischen Sinus venosus und ventrale Darmwand gegen die Medianebene zu vorschiebt und dem eine ähnliche keilförmige Zellmasse der linken Seite gegenübersteht, ohne daß sich jedoch die Kanten der beiden Zellkeile berühren würden. Dabei scheinen die an den Kanten der Keile gelegenen Zellen etwas lockerer miteinander verbunden zu sein als die Zellen der übrigen Splanchnopleura (vergl. Fig. 23 auf Taf. II). Im ganzen haben diese Zellkeile eine Länge von etwa 0·09 *mm*. Sie reichen bis an die Stelle kranialwärts, an welcher sich das Darmrohr zum Lungendarme zu erweitern beginnt, also bis an die Stelle heran, bis zu welcher wir bei den Embryonen von *Lacerta, Anguis* und *Emys* die S. hepato-enterici reichen sahen.

Bei einem *Tropidonotus*-Embryo von 1·6 *mm* Kopflänge ist die rechte Nebengekrösfalte schon sehr viel höher geworden. Fig. 27 auf Taf. II zeigt uns einen Querschnitt durch die Falte, der, was die Höhe anbelangt, in der er geführt ist, dem in Fig. 27 auf Taf. II abgebildeten Schnitte durch ein jüngeres Stadium entsprechen dürfte. Nur ist bei dem Embryo der Fig. 27 in der Gegend des abgebildeten Schnittes das Darmrohr bereits geschlossen. Berücksichtigt man die aus den beiden Fig. 24 und 27 ersichtlichen Verhältnisse, so wird man wohl schwerlich auf die Idee verfallen, daß die rechte Nebengekrösfalte einer Buchtbildung ihre Entstehung verdanke. Kaudalwärts von unserem Schnitte wird die Falte rasch niedriger und verstreicht mit ihrer Wurzel dorsalwärts rückend am dorsalen Gekröse. Auch kranialwärts wird sie etwas niedriger. Fig. 26 auf Taf. II zeigt uns einen Schnitt, der sie 0·01 *mm* kaudal von der Stelle durchschneidet, an welcher der ventral von ihr gelegene S. hepato-entericus dexter endigt. Während aber unmittelbar kaudal von dem abgebildeten Schnitte die beiden Lamellen der Falte ähnliche Verhältnisse darbieten wie sie der Schnitt der Fig. 27 zeigt, sehen wir wie in dem Schnitte der Fig. 26 der mediale Teil der ventralen Lamelle der Falte nicht mehr aus dicht gedrängten Epithelzellen, sondern aus locker gelagerten typischen embryonalen Bindegewebszellen besteht, die kontinuierlich in das zwischen Darm und Sinus venosus befindliche Zellgewebslager übergehen. Gleichzeitig sehen wir aber an dem Schnitte, daß auch linkerseits die Splanchnopleura eine mächtige, wenn auch nicht ganz so hohe Falte bildet, wie sie uns rechterseits entgegentritt. Diese Falte, die nur auf wenigen Schnitten erscheint und die kaudalwärts rach abflacht, ist die Anlage des linken Nebengekröses und kann daher als linke Nebengekrösfalte bezeichnet werden.

Untersuchen wir endlich noch einen Schnitt (Fig. 25 auf Taf. II), der etwas weiter kranial, etwa in der Mitte der Distanz zwischen dem kaudalen Ende des Lungendarmes und dem Beginne des S. hepato-entericus geführt ist, so sehen wir, daß in diesem Gebiete zwischen die Wand des Sinus venosus und die ventrale Wand des Darmrohres ein mächtiges Bindegewebslager eingeschoben ist, welches dadurch mit den beiden den Darm bekleidenden Splanchnopleuralamellen in Verbindung steht, daß sich aus den ventralsten Teilen der letzteren einzelne Zellen zu lösen beginnen, die zur Vermehrung dieses Bindegewebslagers beizutragen scheinen. Untersucht man ferner die Splanchnopleura des Darmes, so erkennt man, wie sie beiderseits [1] etwas ausladet und verfolgt man diese Ausladungen kaudalwärts, so sieht man, daß sie unmittelbar in die Kuppen der Nebengekrösfalten übergehen.

Wie sind nun die bei dem vorliegenden Embryo bestehenden Verhältnisse aus denen hervor gegangen zu denken, die wir bei dem Embryo von 0·3 *mm* Kopflänge fanden? Ich glaube darüber mit Rücksicht auf das, was ich bei einigen anderen Embryonen von *Tropidonotus* und *Coluber Aesculapii* gleicher oder ähnlicher Entwicklungsstufen gesehen habe, folgendes sagen zu können. Das Zellager

---

[1] In Fig. 26 wurde der S. hep. ent. dext. im Interesse der Deutlichkeit des Bildes weit offen gezeichnet. In Wirklichkeit aber liegen die seine Wand bildenden Koelomepithelplatten in der Höhe unseres Schnittes einander unmittelbar an.

zwischen Darm und Sinus venosus in der Strecke zwischen kaudalem Ende des Lungendarmes und kranialem Ende des S. hepato-entericus dexter et sinister entsteht dadurch, daß die Zellen der beiden zwischen Darm und Sinus venosus vorgeschobenen Zellkeile jüngerer Embryonen aus dem Verbande der Splanchnopleura austretend, selbständig werden und durch immer neue aus der Splanchnopleura austretende Zellen Vermehrung finden. Dieser Prozeß des Austretens von Zellen aus dem Verbaude der Splanchnopleura scheint sich jedoch auch auf die Splanchnopleura des kranialen Endes des S. hepato-entericus zu erstrecken. So wenigstens erkläre ich mir die aus Fig. 26 auf Taf. II ersichtlichen Verhältnisse, und dabei dürfte sich auch ein kranialer Abschnitt des S. hepato-entericus zurückbilden. Dafür scheint mir vor allem der Umstand zu sprechen, daß sich das in Fig. 26 sichtbare Lumen der rechten Nebengekrösfalte noch eine gute Strecke weit über unseren Schnitt hinaus kranialwärts nachweisen läßt, obwohl eine ventrale Lamelle der Nebengekrösfalte hier natürlich nicht mehr besteht. Und damit würde dann auch wieder im Zusammenhange stehen, daß man in der Fortsetzung der Kuppe der Nebengekrösfalte einen Splanchnopleurawulst so weit kranialwärts verfolgen kann.

Wenn aber diese Annahme richtig ist, woran ich nicht zweifle, dann setzt bei den von mir untersuchten Schlangen derselbe Prozeß, der bei *Anguis fragilis* zur Rückbildung des kranialen Abschnittes der beiden von den Nebengekrösen begrenzten Peritonealbuchten führt, schon zu einer Zeit ein, in der noch gar keine solchen Buchten gebildet sind und betrifft dann natürlich die Wand der S. hepato-enterici. Ja im kranialsten Abschnitte kommt es ûberhaupt nicht mehr zur Bildung wirklicher Rinnen, sondern an Stelle der Rinnen tritt eine solide Anlage, die zum Teile dann auch in der Bildung des Zellgewebslagers zwischen Darmrohr und Sinus venosus aufgeht.

So würde es sich auch erklären, wie es kommt, daß, wenn die Nebengekrösfalten sich mit der dorsalen Wand des Sinus venosus respektive mit der seiner beiden Schenkel verbinden, die Gipfel der so gebildeten Peritonealbuchten sich sehr viel weiter entfernt vom kaudalen Ende des Lungendarmes befinden, wie bei allen anderen von mir untersuchten Reptilienembryonen.

Die Bildung der beiden Buchten scheint dabei in ähnlicher Weise vor sich zu gehen wie bei *Lacerta* und *Anguis.* Doch bestehen immerhin gewisse Verschiedenheiten. Vor allem entstehen beide Buchten nahezu gleichzeitig, obwohl die linke Nebengekrösfalte, wie das jüngste beschriebene Stadium von *Tropidonotus,* bei dem sie noch fehlt, lehrt, etwas später auftritt als die rechte. Ja ich verfüge sogar über eine Serie durch einen jungen Embryo von *Coluber Aesculapii,* bei welchem linkerseits bereits eine 0·01 *mm* tiefe Bucht vorhanden war, während rechterseits eine solche noch fehlte. Die rechte Bucht entwickelt sich nun in der Weise, daß an der Kuppe der Nebengekrösfalte eine ventrale Ausladung entsteht, die sich in kraniokaudaler Richtung mit der dorsalen Wand des rechten Schenkels des Sinus venosus verbindet. Fig. 28 auf Taf. II zeigt uns einen Querschnitt durch die Gegend der rechten Bucht eines *Tropidonotus*-Embryos, bei dem die Bucht eine Tiefe von 0·045 *mm* aufwies und wir erkennen an dieser Figur genau, wie, da die Verwachsung die ventrale Ausladung der Nebengekrösfalte betrifft, die Kuppe dieser Falte von der Verwachsung unberührt bleibt. Linkerseits ist an dem gleichen Schnitte der S. hepato-entericus sinister und die linke Nebengekrösfalte getroffen.

Die linke Peritonealbucht entsteht in ganz ähnlicher Weise wie die rechte. An dem Schnitte der Fig. 28 erkennt man eine ganz leicht angedeutete ventrale Ausladung der ventralen Lamelle der linken Nebengekrösfalte, die zwei Schnitte weiter kranial mit der ventralen Wand des S. hepato-entericus sinister in Verbindung steht. Die auf diese Weise abgegrenzte Bucht hat nur erst eine Tiefe von 0·01 *mm.* Da die zur Bildung der Bucht führende Verbindung der linken Nebengekrösfalte ihren ventralen Umfang betrifft, bleibt ihre Kuppe von dem ganzen Prozesse unberührt und wir können den durch sie gebildeten Wulst sowie das Faltenlumen genau so wie auf der rechten Seite noch eine Strecke weit über das Gebiet der Bucht hinaus kranialwärts verfolgen. Kranial ist die Begrenzung der die beiden Buchten auskleidenden Splanchnopleuralamelle keine scharfe. Das heißt es treten beiderseits aus der Gipfelwand der Buchten frei werdende Zellen aus und vermehren auf diese Weise das schon vorhandene Bindegewebslager.

Die an älteren Embryonen erhobenen Befunde kann ich füglich, soweit sie sich auf die weitere Ausbildung des rechten Nebengekröses beziehen, übergehen. Bezüglich des linken Nebengekröses aber will ich bemerken, daß es, trotzdem seine Anlage, wie ich gezeigt habe, eine genügend mächtige ist, doch nie einen höheren Grad der Ausbildung erlangt und ebenso gewinnt auch die von ihm begrenzte Peritonealbucht selten eine erhebliche Tiefe. Bei einigen meiner Embryonen zeigte sich diese Bucht nur als eine seichte, seitlich offene Nische. Meist hatte sie nur eine Tiefe von 0·01 bis 0·03 *mm* und nur in einem Falle bei einem *Tropidonotus*-Embryo, dessen Maße leider nicht notiert worden waren, hatte sie die sehr erhebliche Tiefe von 0·06 *mm*. In Fig. 39 auf Tafel III gebe ich das Bild eines Querschnittes durch einen Embryo von *Coluber Aesculapii,* der beide Peritonealbuchten getroffen hat. In diesem Falle hatte die linke Bucht eine Tiefe von 0·03 *mm*. Aber in allen Fällen, auch in solchen, in denen die linke Bucht etwas tiefer war wie gewöhnlich, konnte ich die linke Nebengekrösfalte doch nur immer durch einige wenige Schnitte an der linken Darmwand kaudalwärts verfolgen. Daß die linke Peritonealbucht auch bei *Coronella laevis* angelegt wird, lehrt mich eine Schnittserie durch einen Embryo dieser Form mit 2·7 *mm* Kopflänge.

Bei älteren Embryonen von *Tropidonotus* fehlt sowohl die linke Nebengekrösfalte, als auch die von ihr begrenzte Bucht. Offenbar bildet sie sich vollständig zurück. Über die Art und Weise, wie diese Rückbildung erfolgt, vermag ich jedoch nichts bestimmtes auszusagen. Dazu ist mein Material doch noch zu wenig reichhaltig. Den letzten kaum erkennbaren Rest der linken Bucht finde ich bei einem *Tropidonotus*-Embryo, dessen rechte Lunge eine Länge von 0·275 *mm* hatte. Als kaum erkennbares seitlich offenes trichterförmiges Grübchen ist sie auch noch bei einem Embryo von *Coronella laevis* mit 3·5 *mm* Kopflänge vorhanden.

Wie verhalten sich nun aber im Fortschreiten des Entwicklungprozesses bei Embryonen von *Tropidonotus* und *Coluber Aesculapii* die Gipfel der beiden Peritonealbuchten zu den Lungenanlagen? Während ich zeigen konnte, daß bei den Embryonen von *Emys, Lacerta* und in frühen Entwicklungsstadien auch bei *Anguis* die Gipfel der beiden von den Nebengekrösen begrenzten Peritonealbuchten unmittelbar an die Lungen anschließen, ist etwas ähnliches bei den untersuchten Schlangenembryonen nicht der Fall. Vielmehr ist bei ihnen, wie ich gezeigt habe, gleich von vornherein ein ziemlicher Zwischenraum zwischen dem kaudalen Ende des Lungendarmes respektive dem kaudalen Rande der späteren Bifurkationsstelle der Trachea und den Gipfeln der beiden eben angelegten Buchten festzustellen. Die Länge dieses Zwischenraumes, ich will sie in der Folge Distanz A nennen, beträgt bei einem Embryo von *Coluber Aesculapii,* bei dem die rechte Bucht eine Tiefe von 0·01 *mm* hatte, 0·09 *mm*. Ich habe diese Distanz bei älteren *Tropidonotus*-Embryonen gemessen und will das, was ich dabei gefunden habe, hier anführen. Bei einem Embryo, dessen Lungenausbuchtungen noch nicht kaudal gerichtet waren, betrug die Distanz A bei einer Tiefe der rechten Peritonealbucht von 0·045 *mm*, 0·12 *mm*. Bei drei Embryonen, deren rechte Lunge von der Bifurkationsstelle der Trachea aus gemessen eine Länge von 0·09 *mm* hatte, ergab die Distanz A 0·15, 0·165 und 0·165 *mm* bei einer Tiefe der rechten Bucht von 0·105, 0·15 und 0·12 *mm*. Bezeichne ich die Länge der rechten Lunge mit M, so lagen die Dinge bei den folgenden Embryonen so, daß $M = 0·105$ — $A = 0·135$, $M = 0·135$ — $A = 0·195$, $M = 0·285$ — $A = 0·435$, $M = 0·33$ — $A = 0·48$, $M = 1·305$ — — $A = 1·245$ *mm* ergab. Es entfernt sich also der Gipfel der rechten Bucht ziemlich stetig und rasch von der Bifurkationsstelle der Trachea. Da aber die rechte Lunge noch rascher in die Länge wächst, als das Zurückweichen des Gipfels der rechten Bucht erfolgt, kommt sie schließlich mit ihrem kaudalen Ende in das Gebiet der letzteren selbst zu liegen, was Bromann bereits richtig angegeben hat. Nur wächst sie dabei nicht in das rechte Nebengekröse hinein, sondern sitzt mit ihrem kaudalen Ende dem dorsalen Mesenterium dort breit auf, wo sich das rechte Nebengekröse mit ihm vereinigt. Messungen an älteren Embryonen auszuführen, war wegen ihrer Krümmung nicht mehr möglich.

Ob das Zurückweichen des Gipfels der rechten Bucht auf ähnliche Prozesse zurückzuführen ist wie bei *Anguis,* vermag ich mit voller Sicherheit nicht zu sagen, halte es aber für in hohem Grade wahrscheinlich. So lange eine von dem rudimentären, nie zu höherer Entwicklung gelangenden linken Nebengekröse

begrenzte linke Peritonealbucht besteht, findet sich ihr Gipfel stets ziemlich genau auf der gleichen Höhe wie der der rechten. Die Verschiebung der beiden Gipfel in kaudaler Richtung ließe sich also bei *Tropidonotus* allerdings ohne Schwierigkeiten durch ein vermehrtes Längenwachstum der kranial von ihnen, zwischen ihnen und der Bifurkationsstelle der Trachea gelegenen Teile erklären. Mit Rücksicht auf die früher geschilderten Befunde bei jüngeren Schlangenembryonen glaube ich jedoch annehmen zu dürfen, daß die Vergrößerung der Distanz *A*, außer auf ein vermehrtes Längenwachstum des betreffenden Gebietes, auch auf einen mit dem Austreten von Zellen einhergehenden Rückbildungsvorgang an den Gipfeln der Buchten einhergeht, der bei der linken Bucht zu ihrem vollständigen Verschwinden führt.

Eine nachbarliche Beziehung zwischen der Anlage der linken Lunge und der linken Peritonealbucht kann sich naturgemäß, da die linke Lunge rudimentär bleibt, bei den untersuchten Schlangen niemals herstellen. Es wäre deshalb in hohem Grade interessant, die Embryonen einer Schlangenform zu untersuchen, bei der die linke Lunge einen höheren Grad der Ausbildung erlangt, um zu sehen, ob sich nicht bei ihnen solche Beziehungen herstellen. Bromann hatte von dem Vorhandensein der linken Peritonealbucht bei *Tropidonotus*-Embryonen keine Kenntnis, trotzdem ihm ein Embryo (3) zur Verfügung stand, bei dem, soweit meine Erfahrung reicht, nach der Längenausdehnung seiner rechten Lunge (0·132 *mm*) zu schließen, eine solche Bucht, wenn sie überhaupt entwickelt war, hätte gefunden werden müssen. Ob Bromann sie aber bei diesem Embryo übersehen hat, oder ob sie wirklich nicht vorhanden war, wird wohl eine Durchsicht der im Besitze des Herrn Dr. R. Krause befindlichen Serie leicht ergeben.

Fasse ich nun kurz das, was ich über die Entwicklung der Nebengekröse und der von ihnen begrenzten Peritonealbuchten bei den von mir untersuchten Schlangenembryonen gefunden habe, zusammen, so kann ich wohl sagen, daß dieselben in prinzipiell derselben Weise angelegt werden wie bei den anderen untersuchten Reptilienformen. Ein wesentlicher Unterschied besteht nur darin, daß bei den untersuchten Schlangen die S. hepato-enterici nie so weit kranialwärts zur Ausbildung gelangen wie bei anderen Reptilien und daß wahrscheinlich ihre kranialsten Abschnitte, noch bevor die Nebengekrösfalten an die dorsale Wand des Sinus venosus respektive die seiner beiden Schenkel Anschluß gewinnen und es dadurch zur Buchtbildung kommt, der Rückbildung anheimfallen. So kommt es, daß die Gipfel der beiden Peritonealbuchten bei den untersuchten Schlangenembryonen gleich bei ihrem ersten Erscheinen sich in einer recht beträchtlichen Entfernung vom Ende des Lungendarmes befinden, was wieder zur Folge hat, daß die beiden Lungenanlagen nie direkte Beziehungen zu den beiden Nebengekrösen gewinnen können. Während somit bei *Anguis* die erste Anlage der Nebengekröse noch eine große Übereinstimmung mit den bei jungen *Lacerta*embryonen gefundenen Verhältnissen zeigt, liegen bei den Schlangen schon in der ersten Anlage erheblich abgeänderte Verhältnisse vor. Ich zweifle aber nicht daran, daß sich bei den Embryonen von Schlangen, deren linke Lunge eine höhere Ausbildung erlangt, Verhältnisse der Nebengekröse finden werden, die denen der Embryonen von *Anguis* sehr viel ähnlicher sind als die der von mir untersuchten Formen.

Ich wende mich nun wieder dem linken Nebengekröse von *Emys*-Embryonen zu. Wir haben dasselbe im Stadium der Fig. 40 und 41 verlassen und gesehen, daß die von ihm begrenzte Bucht sich kaudal- und dorsalwärts öffnet und daß der von dem kaudalen Teile der linken Lunge eingenommene Abschnitt buckelförmig kaudalwärts prominiert. Anscheinend ist also der ventral von der Lunge befindliche Abschnitt des linken Nebengekröses in kraniokaudaler Richtung sehr viel länger als sein dorsaler. Später ändert sich dies jedoch. Betrachtet man das in Fig. 41 auf Taf. IV abgebildete Modell genauer, so bemerkt man, daß sich von dem dorsalen Teile des linken Nebengekröses ein ganz schwach angedeuteter niedriger Wulst, bogenförmig über die Darmwand gegen den Ansatz des dorsalen Gekröses in dorsokaudaler Richtung hinzieht. Hat man diesen Wulst am Modell erkannt, so findet man ihn auch leicht an den einzelnen Schnitten der Serie wieder, obwohl er hier nur sehr wenig deutlich hervortritt. Untersucht man nun ältere Embryonen, so sieht man wie sich dieser Wulst in eine leistenförmige Falte umwandelt, die das dorsale Gekröse erreicht und sich an ihm in kaudaler Richtung verlängert, bis sie schließlich bei einem Embryo von 2·80 *mm* Kopflänge (vergl. Fig. 42 auf Taf. IV) bis in die Gegend der Milzanlage reicht, also beinahe

dieselbe Länge hat wie das rechte Nebengekröse mit seiner dorsalen Fortsetzung, der Hohlvenenfalte. Dabei ist diese Falte größtenteils recht niedrig. Nur in der Nachbarschaft der Lunge wird sie breiter und infolge dessen öffnet sich jetzt die vom linken Nebengekröse begrenzte Bucht nur mehr ventral- und kaudalwärts (vergl. Fig. 42 auf Taf. IV). Hat aber einmal der dorsale Ausläufer des linken Nebengekröses in der geschilderten Weise eine gewisse Ausbildung erlangt, so kann die linke Lunge in ihn hinein vorwachsen und vielleicht ist es dem Umstande, daß die Falte erst relativ spät zur Entwicklung kommt, zuzuschreiben, daß die linke Lunge, die wie wir gesehen haben, anfänglich der rechten Lunge im Wachstume vorauseilt, von einem bestimmten Zeitpunkte an im Wachstume zurückbleibt und erst wieder energischer zu wachsen beginnt, wenn in dem dorsalen Ausläufer des linken Nebengekröses der Boden geschaffen ist, in welchen sie vordringen kann.

Von großem Interesse war es auch für mich zu erfahren, ob bei *Emys*-Embryonen kraniale Teile der von den Nebengekrösen begrenzten Leibeshöhlenbuchten sekundär verloren gehen. Bromann gibt nämlich an, daß sich die Entfernung der kranialen Rezeßenden von der Bifurkationsstelle der Trachea im Laufe der Entwicklung recht beträchtlich entferne.[1] Diese Angabe ist vollkommen richtig. Während bei Embryonen mit 2·34 *mm* Kopflänge die kranialen Enden der Buchten noch unmittelbar an die Bifurkationsstelle der Trachea anschließen, weichen sie in der Folge ganz allmählich in kaudaler Richtung zurück. Ich habe dies an 22 aufeinander folgenden Stadien (Embryonen mit einer Kopflänge von 2·52 bis zu einer Kopflänge von 6·4 *mm*) feststellen können. Freilich schwankten die gemessenen Distanzen insofern, als gelegentlich einmal bei einem Embryo eine Distanz gefunden wurde, die etwas kleiner war als die bei dem in der Reihe vor ihm stehenden gemessene. Aber im allgemeinen war bis zu einem bestimmten Stadium ein ziemlich gleichmäßiges, langsames Größerwerden der Distanz zu verzeichnen.

Ich war nun, trotzdem ich die an Querschnitten gewonnenen Befunde mit solchen an Sagittalschnittserien vergleichen konnte, nicht in der Lage festzustellen, ob dieses Größerwerden der Distanz, wie Bromann annimmt, lediglich in dem Sinne eine Wachstumerscheinung darstelle, als die Hauptbronchi und die sie umgebenden Teile an Länge zunehmen, wodurch eine Verschiebung nicht nur der Gipfel der Buchten, sondern auch aller in ihrer Umgebung befindlichen Teile in kaudaler Richtung bedingt wird, oder ob nicht doch nebenbei auch noch in ähnlicher Weise wie bei *Anguis* und *Tropidonotus* eine ganz allmähliche Rückbildung des Gipfels der Buchten erfolge.

Mit voller Sicherheit aber vermag ich festzustellen, daß bei älteren Embryonen der kranialste Teil der rechten Bucht, der an der medialen Seite der rechten Lunge, zwischen ihr und dem kaudalsten Abschnitte des Oesophagus gelegen ist, vollständiger Rückbildung anheimfällt. Noch bei einem Embryo von 6·4 *mm* Kopflänge und 8·25 *mm* Länge des Rückenschildes ist dieser kranialste Teil der Bucht als kurze kranial blind endigende Ausladung des Netzbeutelraumes erhalten. Bei einem etwas älteren Embryo von 6·3 *mm* Kopflänge und 10·2 *mm* Länge des Rückenschildes finde ich von ihr nur noch einen kurzen sich kranialwärts rasch verengenden und in einen spitzen Blindsack auslaufenden Rest und bei einem Embryo von 7·15 *mm* Kopflänge und 12·5 *mm* Länge des Rückenschildes ist keine Spur dieser Ausladung mehr nachzuweisen.

Über das Schicksal der linken Bucht macht Bromann folgende Angaben: »Der Recessus pneumatoentericus sinister persistiert ebenfalls bei erwachsenen Schildkröten. Bei der allgemeinen Formveränderung des Rumpfes wird indessen seine Eingangsöffnung so stark vergrößert, daß der Recessus nachher kaum mehr von der großen Körperhöhle abzugrenzen ist. Nur das ursprüngliche Ligamentum pulmonale ventrale sinistrum, welches die Lunge mit der Leber verbindet und jetzt ganz transversal verläuft (vergl. Fig. 552, p. 463 und Fig. 556 l. N. G.), gibt über das Schicksal des betreffenden Recessus Auskunft.« Ich kann diese Angaben für die Embryonen von *Emys* nicht bestätigen.

---

[1] »Embryo 4 von *Chrysemys picta* (6·6 *mm* Sch. St. L.).« »Die Entfernung der kranialen Rezeßenden von der Trachealbifurkation hat sich darum in dieser Zeit etwa verdoppelt.«

Schon bei einem Embryo von 6·3 *mm* Kopflänge und 10·2 *mm* Länge des Rückenschildes kann ich weder von der früher vorhandenen linken Peritonealbucht zwischen Lunge und Endstück des Oesophagus am Übergange in den Magen, noch auch von dem Ligamentum pulmonale ventrale sinistrum auch nur eine Spur nachweisen. Und ebensowenig fand ich von dieser Bucht und dem Ligamentum pulmonale ventrale sinistrum bei zwei noch älteren Embryonen mit 12·5 und 16·7 *mm* Länge des Rückenschildes Die Verhältnisse, die ich bezüglich dieser Bucht und des Ligamentum pulmonale ventrale sinistrum bei dem ältesten Embryo, bei dem diese Bildungen noch nachzuweisen waren, feststellen konnte, ließen jedoch erkennen, daß die Bucht infolge eines Obliterationsvorganges verschwinden müsse, wobei eine Lageveränderung des kaudalsten Oesophagusabschnittes und der Cardia wahrscheinlicherweise als ursächliches Moment für die Einleitung des Prozesses eine Hauptrolle spielen dürfte.

Die Bucht reicht bei diesem und etwas jüngeren Embryonen eine kurze Strecke weit an der linken Oesophaguswand über die Cardia hinaus kranialwärts. Indem sich nun der Magen stärker krümmt und an Volumen zunimmt, verschiebt sich sein Fundusteil kranialwärts. Diese Verschiebung hat zur Folge, daß sich das Endstück des Oesophagus stärker nach links abbiegt, so daß sich hier seine frühere linke Wand kranialwärts wendet. Dabei drängt sowohl diese Wand des kaudalsten Oesophagusabschnittes, sowie der kraniale Umfang der Cardia gegen die den Recessus pulmo-hepaticus sinister begrenzende Fläche der linken Lunge an und steht dann mit dieser Fläche der Lunge in inniger Berührung. Ich kann nun freilich, da die Schnitte in der in Frage kommenden Gegend den Oesophagus und die Cardia einer- und die mediale Fläche der linken Lunge andrerseits in schiefer Richtung treffen, nicht bestimmt sagen, ob bei dem Embryo mit 6·4 *mm* Kopflänge schon eine Verwachsung der einander berührenden Teile besteht oder nicht. Sicher aber ist, daß durch die eben geschilderte Anlagerung der Cardia an die linke Lunge die linke Bucht in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt getrennt erscheint. Der letztere ist lateralwärts durch das an der dorsalen Wand der Perikardialhöhle (Septum pericardiaco-pleuro-peritoneale) haftende Ligamentum pulmonale ventrale sinistrum abgeschlossen und kommuniziert natürlich dort, wo dieses Ligament freirandig endigt, kaudalwärts mit der Peritonealhöhle. Eine direkte Beziehung des Ansatzes des Ligamentum pulmonale ventrale sinistrum zum linken Leberlappen besteht in diesem Entwicklungsstadium nicht. Wohl aber inseriert das durch die Abschnürung des linken Leberlappens vom Septum pericardiaco-pleuro-peritoneale entstandene Gekröse des linken Leberlappens seitlich, in der unmittelbaren Nachbarschaft seines Ansatzes, an dem Ligamentum pulmonale ventrale sinistrum.[1]

Bei dem nächstälteren untersuchten Embryo von 6·3 *mm* Kopflänge ist nun von der linken Bucht in der Nachbarschaft des kaudalsten Oesophagusabschnittes bis an seine Einmündung in den Magen heran keine Spur mehr zu sehen und die Wandabschnitte dieses Organes, die früher an der Begrenzung der linken Bucht beteiligt waren, stehen nun durch lockeres Bindegewebe mit der linken Lunge und der dorsalen Wand des Perikardialsackes in Verbindung. Ich ziehe aus diesen Befunden den Schluß, daß die linke Peritonealbucht, soweit sie auf dem Querschnitte allseitig geschlossen ist, durch Obliteration verschwindet.

Doch scheint die Obliteration nicht immer in gleicher Weise und vor allem nicht auf einmal zu erfolgen. Ich verfüge nämlich über eine Sagittalschnittserie durch einen *Emys*-Embryo von 7·5 *mm* Kopflänge, bei dem nach den Befunden bei anderen Embryonen gleichen Alters zu schließen von der linken Bucht eigentlich nichts mehr zu sehen sein sollte, bei dem aber trotzdem noch ein Rest von ihr in Form eines lateralwärts an der kranialen Hälfte der ventralen Fläche der Cardia sich allmählich erweiternden und in die Peritonealhöhle mündenden Ganges erhalten ist, der medianwärts ganz enge wird und schließlich am kranialen Umfange des nach links gerichteten Endstückes des Oesophagus blind endigt. Nach der Enge des Ganges in seinen medialen Partien, sowie nach der Beschaffenheit seiner epithelialen Auskleidung zu schließen, wäre er in der Folge wohl auch teilweise oder vollständig obliteriert.

---

[1] Über die Art und Weise, wie sich die Leber vom Septum pericardiaco pleuroperitonale abschnürt und wie sich dabei gewisse Leberligamente bilden, wird in einer folgenden Abhandlung berichtet werden.

Jedenfalls ist die Tatsache, daß der kranialste Abschnitt der rechten und die ganze linke Peritonealbucht in späteren Entwicklungsstadien bei *Emys*-Embryonen durch Verödung verschwinden, im Hinblicke auf die bei *Anguis* und Schlangen gefundenen Rückbildungsprozesse, die diese beide Peritonealbuchten betreffen, von großem Interesse. Ich zweifle nicht daran, daß ähnliche Rückbildungsprozesse an den Recessus pulmo-hepatici, wie sie bei den Embryonen von *Anguis* nachgewiesen werden konnten und wie sie bei den Embryonen von *Emys* verhältnismäßig spät einsetzen, sich auch bei den Embryonen anderer Reptilien, die im ausgebildeten Zustande keinen Recessus pulmo-hepaticus sinister besitzen und deren Recessus pulmo-hepaticus dexter sich wenig weit kranialwärts erstreckt, werden nachweisen lassen. Und es wird nicht uninteressant sein zu erforschen, zu welcher Zeit des Embryonallebens diese Rückbildungsprozesse bei den einzelnen Formen einsetzen und ob nicht, wie ich vermute, ein gewisser Parallelismus zwischen der Höhe der Rückbildung und der Zeit ihres Einsetzens in dem Sinne besteht, daß, je früher der Prozeß sich geltend zu machen beginnt, er auch, mindestens mit Rücksicht auf den Recessus pulmo-hepaticus dexter, zu einer desto weitergehenden Reduktion führt.

Die bei Reptilien über die Bildung der Lungen und der Nebengekröse gemachten Beobachtungen mußten natürlich den Wunsch rege machen zu untersuchen, wie in dieser Beziehung die Verhältnisse bei den den Reptilien so nahe verwandten Vögeln liegen. Da mir meine Serien durch Hühnerembryonen, weil gerade einige entscheidende Stadien fehlten, keine bestimmte Aufklärung brachten, betraute ich einen meiner Schüler mit der Bearbeitung eines in den letzten Jahren gesammelten, besonders reichen Materiales von Sperlingsembryonen. Er wird in einigen Monaten über das, was er bezüglich der Bildung der Lungen und der Nebengekröse bei dieser Form finden konnte, berichten. Nach dem aber, was uns bisher bereits an Serien durch Sperlingsembryonen vorliegt, läßt sich schon mit Bestimmtheit sagen, daß beim Sperling die Lungenanlage ganz ähnlich wie bei *Emys* eine paarige ist und daß, wenn auch die Bildung der Nebengekröse in manchen Punkten von der bei den Reptilien beobachteten etwas abweicht, doch die den Recessus pulmo-hepatici der Reptilien entsprechenden Peritonealbuchten des Sperlings nur als eine Folgeerscheinung der Bildung der Nebengekröse auftreten und daß sie auch beim Sperling sicherlich nicht in kranialer Richtung vorwachsen.

Innsbruck, im Jänner 1908.

Verzeichnis der im Texte angeführten Literatur.[1]

1. Bromann I. Die Entwicklungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Rezeßbildungen bei den Wirbeltieren. Wiesbaden 1904.

2. Greil A. Bemerkungen zur Frage nach dem Ursprunge der Lungen (vorl. Mitt.). Anatom. Anz., Bd. 26, p. 625—632, 1905.

3. — Über die Anlage der Lungen sowie der ultimo-branchialen (postbranchialen, supraperikardialen) Körper bei anuren Amphibien. Anatom. Hefte, Bd. 29, 1905, p. 445—506.

4. Hesser C. Über die Entwicklung der Reptilienlungen. Anatom. Hefte, Bd, 29, 1905, p. 215—310.

5. Hochstetter F. Über das Gekröse der hinteren Hohlvene. Anatom. Anz., Bd. 3, 1888, p. 965 bis 974.

6. — Über partielle und totale Scheidewandbildungen zwischen Pleurahöhle und Peritonealhöhle bei einigen Sauriern. Morpholog. Jahrb., Bd. 27, 1899, p. 263.

7. Peter K. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (*Lacerta agilis*). Jena 1904.

8. Schmalhausen I. I. Die Entwicklung der Lungen bei *Tropidonotus natrix*. Anatom. Anz., Bd. 27, 1905, p. 511—520.

9. Stoß A. Untersuchungen über die Entwicklung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafembryonen. Dissertation, Leipzig 1892.

10. Swaen. Recherches sur le Développement du Foie du Tube digestive de l'arrière Cavité du Peritoine et du Mésentère. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, Vol. 32, 33, 1896—97.

[1] Bezüglich der übrigen den Gegenstand dieser Abhandlung betreffenden Literatur verweise ich auf die Arbeit Bromanns.

Buchstabenerklärung.

(Auch für die Textfigurenabbildungen giltig.)

A. = Aorta.
At. = Atrium cordis.
B. c. = Bulbus cordis.
B. R. = Bifurkationsrinne.
D. = Darmrohr.
D. p. p. = Ductus pleuro-pericardiacus.
v. D. Pf. = vordere Darmpforte.
D. R. = Darmrinne.
G. = Gipfel des Recessus pulmo-hepaticus dexter.
H. F. = Hohlvenenfalte.
r., l. L. = rechte, linke Lunge.
r., l. L. A. = rechte, linke Lungenanlage.
r., l. L. B. = rechter, linker Lungenbuckel.
l. L. L. = linkes Lungenligament.
Le. = Leberanlage.
M. c. a. = Mesocardium anterius.
M. d. = Mesenterium dorsale.
Mg. = Magen.
Mi. = Milzanlage.
r., l. N. G. = rechtes, linkes Nebengekröse.
r., l. N. G. F. = rechte, linke Nebengekrösfalte.
Oe. = Oesophagus.
Pa. = Pankreasanlage.
r., l. P. B. = rechte, linke Peritonealbucht.
R. p. h. d. = Recessus pulmo-hepaticus dexter.
S. D. = Schlunddarm.
S. h. e. d., s. = Sulcus hepato-entericus dexter, sinister.
S. v. = Sinus venosus.
Th. = mittlere Schilddrüsenanlage.
V. c. = Ventriculus cordis.
V. u. = Vena umbilicalis.
V. o. m. d., s. = Vena omphalo-mesenterica dextra, sinistra.



Tafel I.

Tafel I.

Fig. 1 bis 8. Ventralansichten der Lungenanlagen von *Emys*embryonen (Vergr. 100fach), hergestellt nach Plattenmodellen. Die betreffenden Embryonen hatten eine Kopflänge von 1·44 (Fig. 1), 1·48 (Fig. 2), 1·48 (Fig. 3), 1·6 (Fig. 4), 1·82 (Fig. 5), 1·80 (Fig. 6), 1·86 (Fig. 7), 2·04 *mm* (Fig. 8).

Fig. 9 bis 13. Bilder der Lungenanlagen von Blindschleichenembryonen nach Plattenmodellen hergestellt. (Vergr. 100fach.) Fig. 9 bis 12 stellen Ventralansichten dar, Fig. 13 zeigt die Lungenanlage der Fig. 12 in der Ansicht von der Seite. Die Embryonen, nach denen die Modelle hergestellt wurden, hatten eine Kopflänge von 1·22 (Fig. 9), 1·32 (Fig. 10), 1·52 (Fig. 11), 1·54 (Fig. 11), 1·54 *mm* (Fig. 12 und 13).



Ebersberg delin.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.



Tafel II.

Tafel II.

Fig. 14—15. Ventralansichten der Lungenanlagen von *Anguis*embryonen mit 1·64 und 1·78 *mm* Kopflänge, nach Plattenmodellen hergestellt. (Vergr. 100fach.)

Fig. 16 und 17. Rechte Seiten- und Ventralansicht des Lungendarmes eines Embryos von *Tropidonotus natrix* von 1·3 *mm* Kopflänge. (Nach einem Plattenmodell. Vergr. 100fach.)

Fig. 18 *a, b. c.* Querschnitte durch den Vorderdarm und die Anlage des rechten Nebengekröses eines Embryos von *Lacerta agilis* mit 30 Urwirbeln, bei welchem die rechte Peritonealbucht eine Tiefe von 0·01 *mm* hatte. (Vergr. 150fach.)

Fig. 19 bis 22. Querschnitte durch den Vorderdarm und die Anlage der Nebengekröse eines Embryos von *Lacerta agilis* mit 39 Urwirbeln, bei welchem die rechte Peritonealbucht eine Tiefe von 0·04 *mm* hatte. (Vergrößerung 150fach.)

Fig. 23. Querschnitt durch den unmittelbar an den Lungendarm anschließenden Abschnitt des Vorderdarmes eines Embryo von *Tropidonotus natrix* von 1·3 *mm* Kopflänge. (Vergr. 150fach.)

Fig. 24. Querschnitt durch die Darmrinne unmittelbar kaudal von der vorderen Darmpforte und durch die Anlage des rechten Nebengekröses desselben *Tropidonotus*embryos. (Vergr. 150fach.)

Fig. 25 bis 27. Querschnitte durch den Vorderdarm und die Anlage der Nebengekröse eines Embryos von *Tropidonotus natrix* mit 1·6 *mm* Kopflänge. (Vergr. 150fach.)

Ebersberg & F. Hochstetter delin.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.





Tafel III.

Tafel III.

Fig. 28 bis 32. Querschnitte durch einen *Emys*embryo von 1·1 *mm* Kopflänge. (Vergr. 150fach.) Die Schnitte der Fig. 28 bis 30 treffen den Sinus venosus, der der Fig. 31 die Leberanlage und der der Fig. 32 ist kaudal von der vorderen Darmpforte geführt.

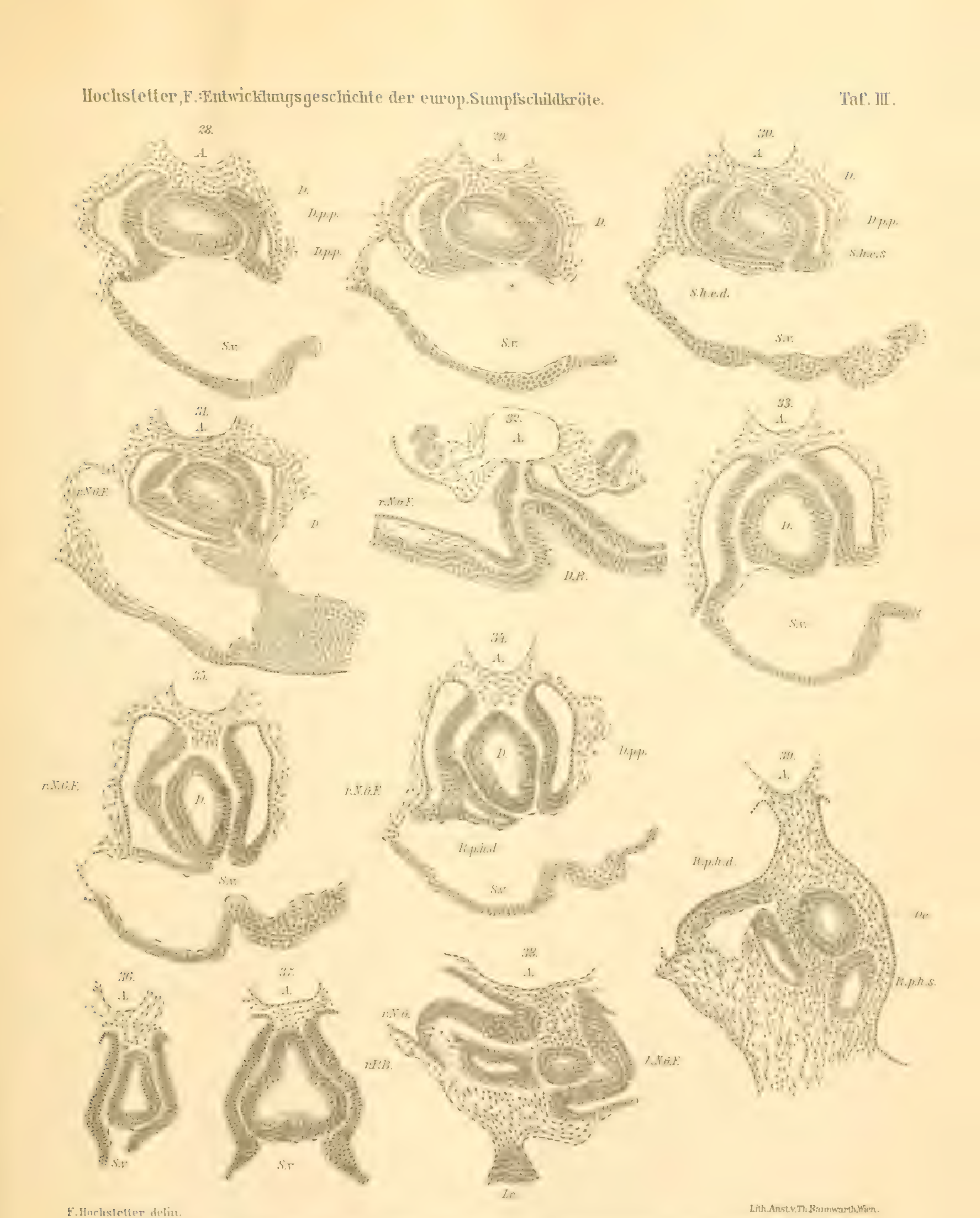
Fig. 33 bis 35. Querschnitte durch einen *Emys*embryo von 1·1 *mm* Kopflänge durch die Gegend des Sinus venosus geführt. (Vergr. 150fach.)

Fig. 36. Querschnitt durch den Lungendarm eines jungen Embryos von *Lacerta agilis*. (Verg. 150fach.)

Fig. 37. Querschnitt durch den Lungendarm eines etwas älteren Embryos von *Lacerta agilis*, mit bereits deutlich ausgebildeten Lungenaussackungen. (Vergr. 150fach.)

Fig. 38. Querschnitt durch die Gegend der rechten Peritonealbucht und des rechten Nebengekröses eines Embryo von *Tropidonotus natrix*. (Vergr. 150fach.)

Fig. 39. Querschnitt durch die Gegend der beiden Nebengekröse und der von ihnen begrenzten Buchten eines Embryos von *Coluber Aesculapii*. (Vergr. 150fach.)



F. Hochstetter delin. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Tafel IV.

Tafel IV.

Fig. 40 und 41. Linke und rechte Seitenansicht eines Plattenmodells, die Verhältnisse der Lungen, der Leber, der Nebengekröse und der angrenzenden Organe eines *Emys*embryos von 2·04 *mm* Kopflänge darstellend. (Vergr. 150fach).

Fig. 42. Linke Seitenansicht eines Plattenmodells, die Verhältnisse der Lunge, der Leber, des Magens, des linken Nebengekröses und der angrenzenden Organe eines *Emys*embryo von 2·80 *mm* Kopflänge darstellend. (Vergr. 50fach.)

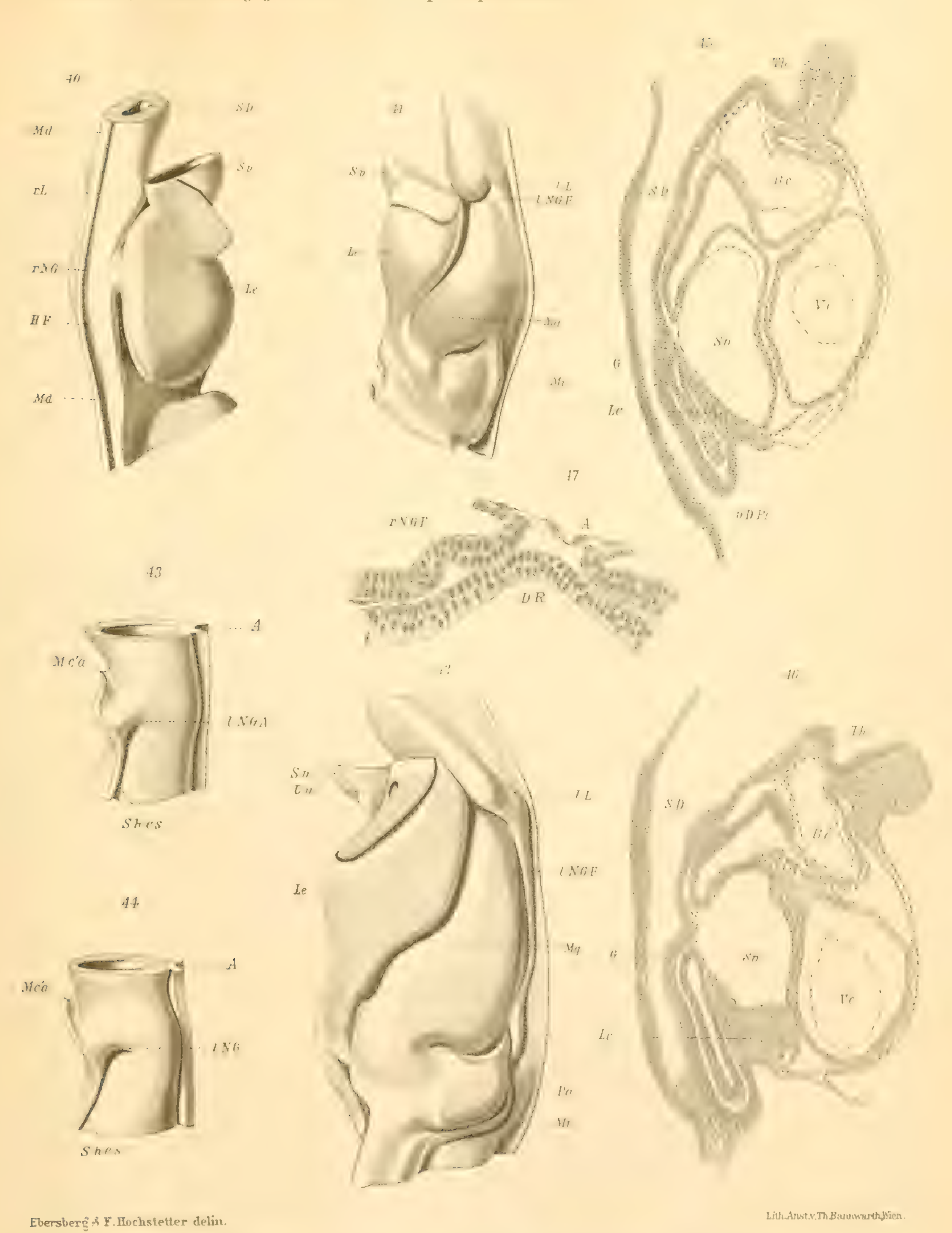
Fig. 43. Linke Seitenansicht eines Plattenmodells, die Anlage des linken Nebengekröses eines *Emys*embryos von 1·44 *mm* Kopflänge darstellend. (Vergr. 100fach.)

Fig. 44. Linke Seitenansicht eines Plattenmodells, die Anlage des linken Nebengekröses eines *Emys*embryos von 1·44 *mm* Kopflänge darstellend. (Vergr. 100fach.)

Fig. 45. Medianer Sagittalschnitt durch das Herz und die angrenzenden Organe eines *Emys*embryos von 1·0 *mm* Kopflänge. (Vergr. 100fach.)

Fig. 46. Medianer Sagittalschnitt durch das Herz und die angrenzenden Organe eines *Emys*embryos von 1·10 *mm* Kopflänge. (Vergr. 100fach.)

Fig. 47. Querschnitt durch die Darmrinne eines *Emys*embryos von 0·99 *mm* Kopflänge. Mit der Anlage der Nebengekrösfalte. (Vergr. 300fach.)



Ebersberg & F. Hochstetter delin.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.







